ISSN 0006—8136

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

3

МАРТ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Бова* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 08.12.78 г. Подписано к печати 23.02.79 г. М-26911. Формат бумаги 70×108[1]/[16]. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9[1]/[2] + 4 вкл. ([1]/[2] печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.70. Тираж 2846. Тип. зак. 990

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.48 : 582.47 : 56 (116.3)

П. И. Дорофеев

О СЕМЕНАХ МЕЛОВЫХ ХВОЙНЫХ

P. I. DOROFEEV. ON THE SEEDS OF THE CRETACEOUS CONIFERS

Семена из меловых отложений Урала и Казахстана исследовались морфологически и анатомически. Описано 5 вымерших родов из трех местонахождений. Три рода (*Taxodiastrum*, *Kozykorpeshia* и *Seletya*) — из апт-сеномана оз. Селеты в Казахстане, род *Alapaja* — из сеноман-турона г. Алапаевска и род *Sinara* — из сеномана р. Синары (оба местонахождения в Свердловской обл.). Морфологически описываемые семена иногда чем-то сходны с семенами современных родов *Taxodiaceae* или резко отличаются от семян всех известных хвойных. В анатомии кожуры новых родов больше сходства с современными *Taxodiaceae*, но сходны главным образом отдельные клетки с отдельными же клетками, рассеянно встречающимися у разных родов, реже наблюдается сходство в строении рядов клеток. В целом срезы меловых родов всегда своеобразны и более сходны с таковыми третичных, чем современных видов. *Taxodiastrum* во многом сходен с *Taxodium*. Семена *Kozykorpeshia* лишь в общем типе близки к семенам разных Sequoieae, но резко отличаются сильно согнутым зародышем. Внешне семена *Alapaja* отдаленно напоминают семена *Taxodium* и *Glyptostrobus*, но также резко отличаются согнутым зародышем. Семян типа *Seletya* у современных хвойных нет, но внутреннее их строение близко к *Alapaja*, отчасти и *Kozykorpeshia*. Наиболее обособленный по семенам род *Sinara* по анатомии кожуры близок к *Taxodiastrum*, *Alapaja* и *Seletya* и, возможно, также относится к *Taxodiaceae*.

Континентальные меловые отложения широко распространены на территории СССР. Среди них много рыхлых прослоев с хорошо распадающимися в воде породами, содержащими обильные остатки растений. К настоящему времени отложения мела с прекрасными остатками известны на Урале, в Казахстане, Западной Сибири. Несомненно, что подобные же отложения имеются и в других областях Европы и Сибири. Изучение меловых, а также и более древних флор — ближайшая задача советских палеокарпологов. Нужно отметить, что сравнительно небольшая группа палеокарпологов разных стран в основном занималась третичными и четвертичными флорами. Но отдельные образцы пород юры и мела к ним все же поступали и хотя бы предварительно изучались (Harris, 1953; Alwin, 1953, 1957, 1960; Дорофеев и Свешникова, 1959; Chandler, 1966). Предстоящие палеокарпологические исследования мезозоя будут очень трудоемкими, так как сделано в этом направлении еще очень мало. Вся тяжесть исследований ляжет на плечи самих палеокарпологов. И, казалось бы, хорошо известные флоры юры и мела, изучавшиеся по отпечаткам листьев с прошлого века, существенной помощи палеокарпологам не окажут. Каждым методом выявляется лишь небольшая часть общих родов, значительная же часть листовых и семенных флор представлена особыми родами. Трудности объясняются и тем, что бо́льшая часть мезозойских растений относится к вымершим родам, среди них немало и представителей совершенно исчезнувших групп растений, генеративных органов которых мы вообще не знаем. В лучшем случае для некоторых групп (беннеттиты, кейтонии, подозамиты) приводятся отпечатки генеративных органов, характеризующих лишь самый общий их облик, а истин-

ная их природа еще далеко не ясна из-за недостаточной представленности самого растения в форме отпечатков. Предстоящие палеокарпологические исследования принесут много интересного и главным образом нового. Стоит вспомнить, сколько растений, не известных по отпечаткам, выявили палеокарпологи из третичных отложений. В отложениях мезозоя новых растений, т. е. пока еще не известных науке, будет не меньше.

В предлагаемой работе рассматриваются пять вымерших родов хвойных, устанавливаемых по семенам из трех местонахождений. Три рода (*Taxodiastrum*, *Seletya* и *Kozykorpeshia*) описываются по материалу из керна скважины, пробуренной западнее оз. Селеты в Казахстане. Семена рода *Alapaja* получены из образца скважины, пробуренной близ г. Алапаевска, а семена рода *Sinara* — из обнажения по р. Синаре (оба местонахождения в Свердловской обл.). В тех же коллекциях много листьев и веточек разных хвойных, среди них, возможно, имеются и веточки описываемых родов. Но в каждой коллекции много семян, несомненно принадлежащих другим родам хвойных, поэтому уверенно разделить по родам разрозненные вегетативные и генеративные органы при общей неизученности меловых хвойных пока еще очень рискованно. Спешить не надо. В будущем все недостающее найдут и разрозненные органы воссоединят. Наблюдения показывают, что в развитии каждого органа одного рода много особенностей, поэтому группировка даже современных родов по сходству какого-то одного органа не всегда совпадает с группировкой по другому органу. Например, семена и чешуи *Abies* и *Cedrus* сходны, а вегетативные их органы различаются резко. Много общего в чешуях *Taxodium*, *Glyptostrobus* и *Cryptomeria*, но семена их совсем не сходны. В прошлом, учитывая намного большее разнообразие форм хвойных, отношения между родами были более тесными и случаи захождения признаков более частыми. И наконец, надо сознаться, что о меловых хвойных мы знаем еще очень немного.

От современных родов хвойных описываемые роды резко отличаются внешним обликом семян и внутренним их строением. Это — вымершие роды. Из описываемых родов семена *Taxodiastrum* наиболее сходны с семенами *Taxodium*, хотя и они отличаются рядом существенных деталей. Семена *Kozykorpeshia* могут сближаться с семенами секвойеобразных (*Sequoia*, *Athrotaxis*, *Taiwania*, *Cunninghamia*), но резко от них отличаются сильно согнутым зародышем и отсутствием крыльев. У семян *Alapaja* можно найти лишь какие-то мелкие черты, позволяющие сравнивать их с семенами *Taxodium* и *Glyptostrobus*, но и во внешнем облике семян этого рода много существенных отличий, а согнутый зародыш, обусловливающий и общую форму семян, отличает этот род от обоих современных. Семена типа описываемых *Seletya* и *Sinara* вообще отсутствуют у современных хвойных, это исчезнувшая форма семян. Однако при резком внешнем несходстве семян *Seletya*, *Alapaja* и *Kozykorpeshia* внутреннее их строение однотипно — у всех согнутый зародыш. Даже наиболее резко от всех обособленный по форме семян и внутреннему их строению род *Sinara* обнаруживает немало общих черт в анатомии кожуры с *Alapaja*, *Seletya* и *Taxodiastrum*. Принадлежность к сем. *Taxodiaceae* родов *Taxodiastrum*, *Kozykorpeshia* и *Alapaja* не вызывает сомнений. Меньше уверенности в отнесении к *Taxodiaceae* рода *Seletya*, семена которого внешне очень далеки от всех известных представителей этого семейства. Но внутреннее строение семян *Seletya* так близко к таковому *Alapaja* и однотипно с *Kozykorpeshia*, что это сходство свидетельствует о родстве рода *Seletya* с вымершими родами *Taxodiaceae*. Очевидно, согнутый зародыш, довольно обычный у вымерших родов и не свойственный современным родам *Taxodiaceae*, — древний и уже исчезнувший признак. Этим признаком сближаются ныне обособленные группы семейства — *Taxodieae*, к которым близка *Alapaja*, и *Sequoieae*, куда несомненно входит вымершая *Kozykorpeshia*. Наиболее неопределенно систематическое положение своеобразной *Sinara*, но сходство анатомии кожуры этого рода с таковой *Alapaja*, *Taxodiastrum* и *Seletya* объединяет и этот род с тем же семейством. В отрезке

времени от апта до сеномана сем. *Taxodiaceae* было намного богаче и разнообразнее по сравнению с современным и совсем другим по составу. Среди современных *Taxodiaceae* более обособлены по семенам *Taxodium* и *Glyptostrobus*, а семена секвойеобразных в общем типе довольно сходны и не очень резко отграничены от семян некоторых *Cupressaceae* (*Cupressus*), *Podocarpaceae* (*Dacridium*) и даже *Araucariaceae* (*Agathis*). Различия между этими семействами в прошлом были еще менее резкими, поэтому не исключено, что по крайней мере *Sinara*, возможно и *Seletya*, входили в другие семейства, еще более тесно соединявшие современные семейства.

Семена описываемых хвойных хорошо режутся на микротоме после 3—7-дневной проводки в смеси глицерина, спирта и воды, взятых в равном объеме. У всех ткань вторично сильно изменена лигнитизацией, по-видимому, и другими процессами, сопровождающими фоссилизацию. Но из многих срезов всегда можно выбрать лучшие, где видно клеточное строение. Анатомическое строение кожуры семян описываемых хвойных в общем близко к современным *Taxodiaceae*. Эпидермальный, легко опадающий слой тонкий, образован небольшими тонкостенными клетками; обычно измят и на приводимых срезах отсутствует. Ниже располагаются 2 слоя. Верхний всегда сохраняется, и в приводимых описаниях рассматривается только он. Нижний слой, первично мощный у всех *Taxodiaceae*, у ископаемых вторично сильно сжат, лигнитизированные оболочки сплавлены в однородную массу, где едва различимы лишь ряды, а сами клетки уже не видны. На срезах этот слой обычно представлен обрывками буровато-черных лент или совсем отсутствует, поэтому в описаниях о нем не говорится. Для верхнего слоя кожуры всех описываемых родов характерен один ряд полукруглых клеток. Первично эти клетки были округлыми, но вторично у них почему-то утолщаются лишь стенки нижних половин, а верхние остаются с первичными оболочками, которые позднее разрушаются. Оставшиеся половинки клеток довольно ровно срезаны, их полости открыты наружу. Подобные клетки я наблюдал лишь у современного *Sequoiadendron* (рис. 4, *7*), но для ископаемых видов *Sequoia*, *Glyptostrobus* и *Protosequoia* они очень характерны (рис. 4, *2*, *6*; см. также Дорофеев, 1974, 1975, 1976, где приведена спермодерма современных и вымерших таксодиевых). Очевидно, это исчезающий признак. У современных видов *Taxodium* (рис. 4, *5*), *Glyptostrobus* (рис. 4, *1*) и *Sequoia* (рис. 4, *8*) таких клеток я не видел. Под полукруглыми клетками верхнего ряда у всех описываемых родов, кроме *Kozykorpeshia*, залегают еще 1—2 ряда небольших же, но округлых клеток, похожих на клетки срезов *Sequoia*. Середину слоя у всех описываемых, кроме *Kozykorpeshia*, слагают очень крупные, линзовидные, неправильно овальные или почти округлые клетки, ориентированные горизонтально, косо или вертикально. У *Taxodiastrum* клетки той же формы, несколько уменьшаясь в размере, продолжаются до самого основания слоя, а у *Seletya*, *Alapaja* и *Sinara* в основании слоя располагаются 2—3 ряда округлых, небольших клеток, похожих на клетки верхней части слоя. Несмотря на мелкие особенности, спермодерма *Taxodiastrum*, *Alapaja* и *Seletya* довольно близка, что при резком внешнем различии семян этих родов является важным свидетельством их родства. У рода *Sinara* клетки середины верхнего слоя несколько мельче, более округлы и стенки их утолщены слабее, но похожие клетки имеются на срезах *Sequoiadendron*, *Sequoia* и *Taxodium*, поэтому и этот род анатомически близок к *Taxodiaceae*. Очень характерно, что у рассмотренных четырех родов лишь отдельные клетки сходны с отдельными же клетками современных родов. В целом же спермодерма ископаемых всегда своеобразна и сложно комбинирует отдельные признаки разных современных родов. Очень характерно также большее сходство спермодермы описываемых родов, кроме *Kozykorpeshia*, между собою, чем с современными родами. Очевидно, этими родами воспроизводится эволюционный этап развития анатомических структур, свойственный одной группе меловых хвойных. Эти меловые структуры в большей степени сохраняются у третичных, чем у современных *Taxodiaceae*.

Заметно от всех описываемых отличается анатомически род *Kozykorpeshia*. Но и морфологически этот род обособлен, показывая родство только с группой секвойеобразных. К ним же он примыкает и по анатомии кожуры, что видно из сравнения спермодермы *Kozykorpeshia* (рис. 3, *3*) и *Cunninghamia* (рис. 4, *3*), хотя внешне их семена различаются довольно резко.

Как сообщил геолог В. М. Шульга, доставивший образец породы из района оз. Селеты в Казахстане, отложения такого типа встречаются редко, на поверхность не выходят и относятся к покурской свите, возраст которой определяется в пределах от апта до сеномана. По сообщению геолога В. С. Певзнера, меловые отложения на восточном склоне Урала распространены широко, залегают неглубоко и вскрываются всевозможными выработками — в карьерах, рудниках, скважинах. Залегание их на древнем рельефе в условиях горной страны сложное, чем обусловлено выделение многих свит разного возраста. Образец с р. Синары отнесен к сеноману, а алапаевский — к сеноман-турону, по-видимому, еще очень условно. Несмотря на особенности изученных образцов с Урала и Казахстана, флоры их во многом сходны по составу и, очевидно, близки по возрасту. Во всех образцах обнаружены спорангии, иногда целые сорусы и обрывки листочков, похожие на *Gleichenia* и *Anemia*, мегаспоры разнообразных *Isoetaceae* и *Selaginellaceae*, более сходные с палеозойскими, чем с современными. Основная масса остатков принадлежит хвойным, главным образом *Taxodiaceae* из группы секвойеобразных, иногда близких к современным *Taiwania*, *Gunninghamia*, *Sciadopitys*, но бо́льшая их часть относится к вымершим родам. Обильны и остатки *Pinaceae* также преимущественно вымерших родов. Редки и единичны остатки *Araucariaceae*, встреченные только в Казахстане. Редки и единичны остатки цветковых, очень своеобразных, в основном без определенного родства. Только у немногих обнаруживаются черты вымерших *Typhaceae*, *Urticaceae*, *Moraceae*, *Euphorbiaceae* (*Phyllanthoideae*). В целом это древние флоры, по составу напоминающие флоры с «первыми покрытосеменными», приуроченные к концу нижнего—началу верхнего мела.

В заключение автор сердечно благодарит геологов В. М. Шульгу, В. С. Певзнера и В. А. Грачева за доставленные образцы.

Taxodiastrum Dorof. gen. nov.

Семена небольшие, продолговатые, нечетко трехгранные. Шов узкий, проходящий по середине одной грани. Полость большая, зародыш прямой, обращенный. Кожура толстая, двуслойная.

Тип рода — *T. cretaceum* Dorof. из покурской свиты (апт-сеноман) оз. Селеты в Казахстане. В роде один вид, но единичные семена, возможно, принадлежащие особым видам, собраны из меловых отложений в нескольких пунктах Свердловской обл.

Taxodiastrum cretaceum Dorof. sp. nov.

Рис. 1, *6*, *7*; рис. 3, *9*; рис. 5, *12—15* (см. вклейку)

Голотип: Кокчетавская обл., оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман, образец В. М. Шульги, 1957 г., БИН № 100-1, рис. 5, *14*.

Семена 2.05—4.95×0.6—1.9 мм, продолговатые, слегка изогнутые в оси и скрученные, трехгранные, с островатыми или тупыми ребрами, иногда стык двух граней без резкого перегиба в ребро. Верхушка заостренная, скошенная, с небольшим, усеченно-коническим микропилярным бугорком. Основание суженное, оттянутое и отогнутое. Шов на самой узкой, иногда и на широкой грани в виде узкой, не на всю ширину грани, слегка погруженной площадки с неровной поверхностью, покрытой мелкими, нерегулярными бугорками и прикрытой эпидермальным слоем или голой. Начинается шов несколько ниже верхушки, заканчивается в самом осно-

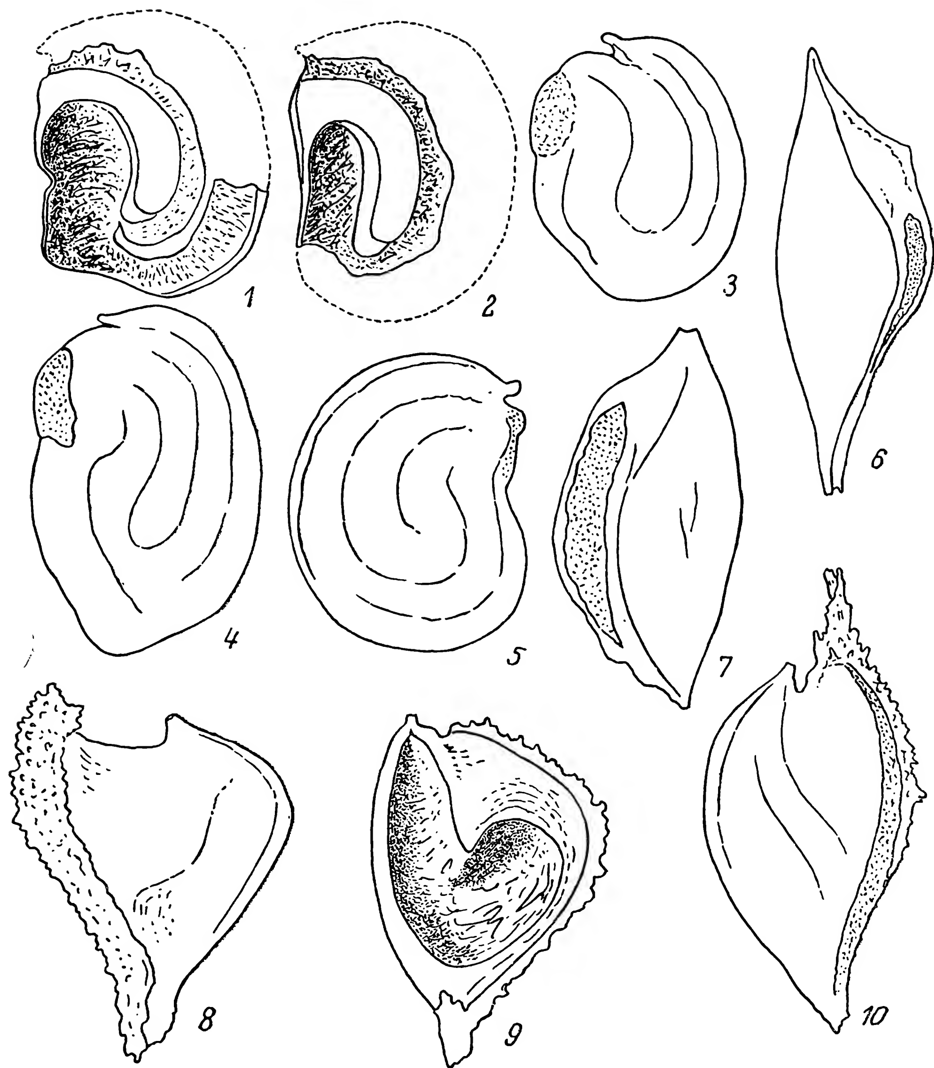


Рис. 1.

1—5 — *Kozykorpeshia kokchetavica* Dorof., семена, ×22; *6, 7* — *Taxodiastrum cretaceum* Dorof., семена ×16; *8—10* — *Alapaja uralensis* Dorof., семена, ×16;
1—7 — оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман; *8—10* — Алапаевск, скв. 122, гл. 18—21.8, сеноман-турон.

вании семени. Поверхность граней ровная, темно-коричневая до бурой, тусклая, покрытая небольшими, округло-многоугольными ячейками. Местами сохраняется тонкая, легко опадающая эпидерма, похожая на эпидерму *Taxodium* и *Glyptostrobus*. Полость большая продолговато-овальная или яйцевидная, несколько асимметричная, зародыш прямой, обращенный. На расколе одной из стенок виден след проводящего пучка. Кожура толстая, на срезе двуслойная. В наружном слое верхний ряд сложен небольшими полукруглыми клетками, ниже залегают 1—2 ряда небольших же, но округлых клеток, все — с сильно утолщенными стенками. Ниже в 3—4, иногда в 12—15 рядах располагаются очень крупные, линзовидные или неправильно овальные клетки с сильно утолщенными стенками, иногда почти без полостей. Клетки самого основания слоя обычно сильно сжаты и деформированы, границы их неразличимы.

Внешне семена описываемого рода довольно сходны с семенами *Taxodium*, но значительно мельче, относительно у́же, нечетко трехгранные. Более существенно семена нового рода отличаются узким швом,

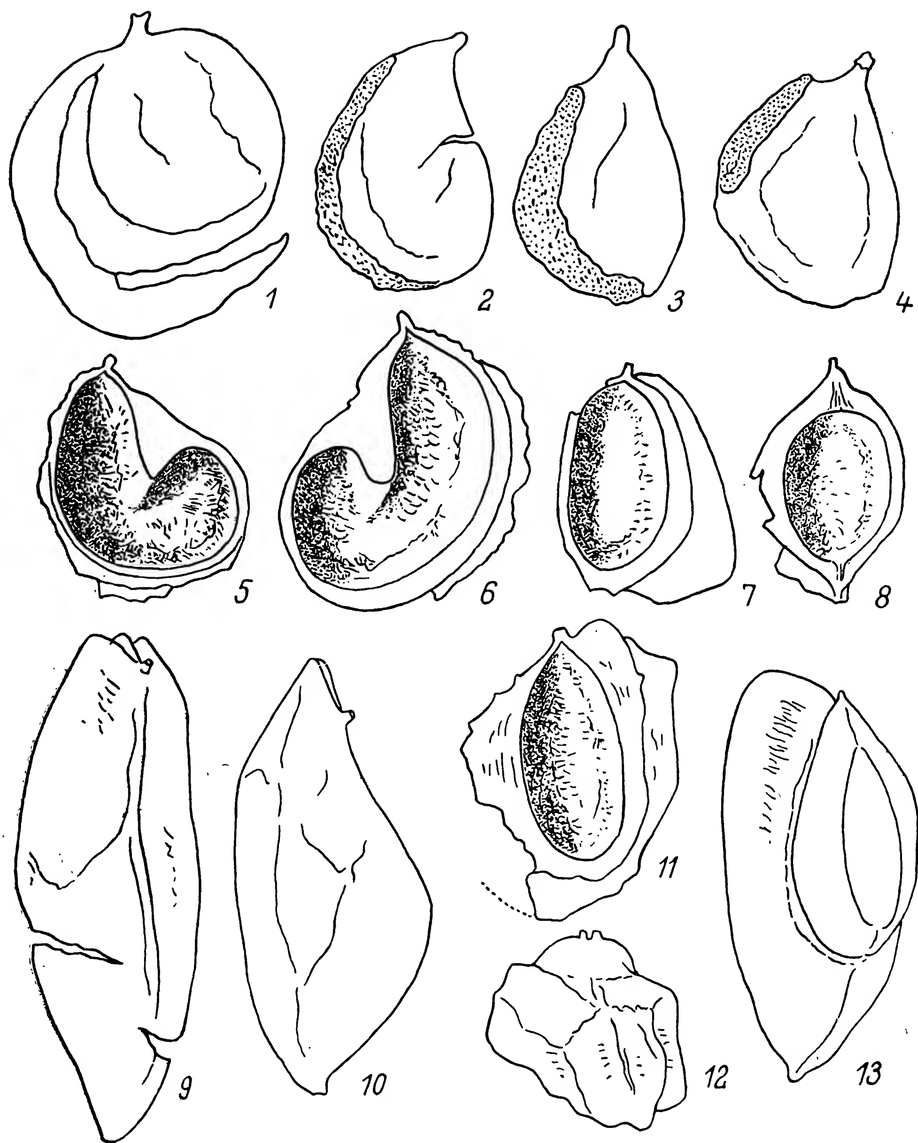


Рис. 2.

1—6 — *Seletya kryshtofovichii* Dorof., семена, ×16, оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман; *7—13* — *Sinara mirabilis* Dorof., семена, ×16, р. Синара, Зыряновское месторождение известняка, сеноман.

проходящим только по середине грани. У современного, третичных и позднемеловых *Taxodium* шов большой и широкий, занимающий одну грань целиком и частично переходящий на вторую грань. По анатомии кожуры описываемый род отличается от *Taxodium* сильно. На срезах кожуры современных и третичных видов (рис. 4, 5) нет полукруглых клеток, клетки нижележащих 3—4 рядов ближе к квадратным или прямоугольным, а основная ткань кожуры у всех видов более рыхлая, сложенная крупными, линзовидными или неправильно овальными клетками со слабо утолщенными стенками.

Kozykorpeshia Dorof. gen. nov.

Семена мелкие, косояйцевидные, почковидные, овальные, толстые, бескрылые. Зародыш сильно согнут, микропиле и рубчик сближены, полость большая, разделенная длинным, узким, слегка согнутым халазовым выступом. Кожура тонкая, на срезе двуслойная.

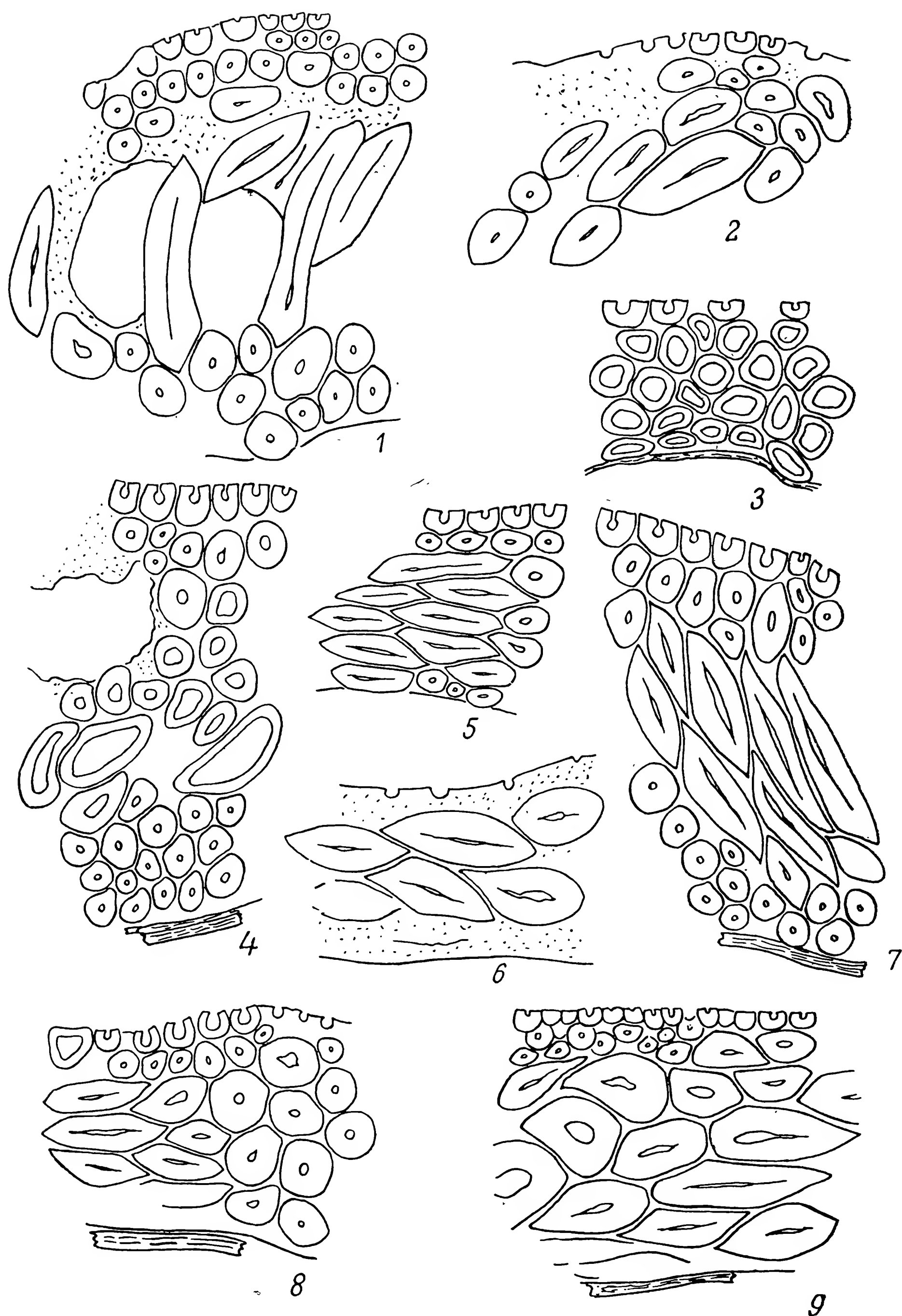


Рис. 3. Спермодерма, ×140.

1, 2 — *Seletya kryshtofovichii* Dorof., *3* — *Kozykorpeshia kokchetavica* Dorof., *4* — *Sinara mirabilis* Dorof., *5—8* — *Alapaja uralensis* Dorof., *9* — *Taxodiastrum cretaceum* Dorof.
1—3, 9 — оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман; *4* — р. Синара, Зыряновское месторождение известняка, сеноман; *5—8* — Алапаевск, скв. 122, гл. 18—21.8, сеноман-турон.

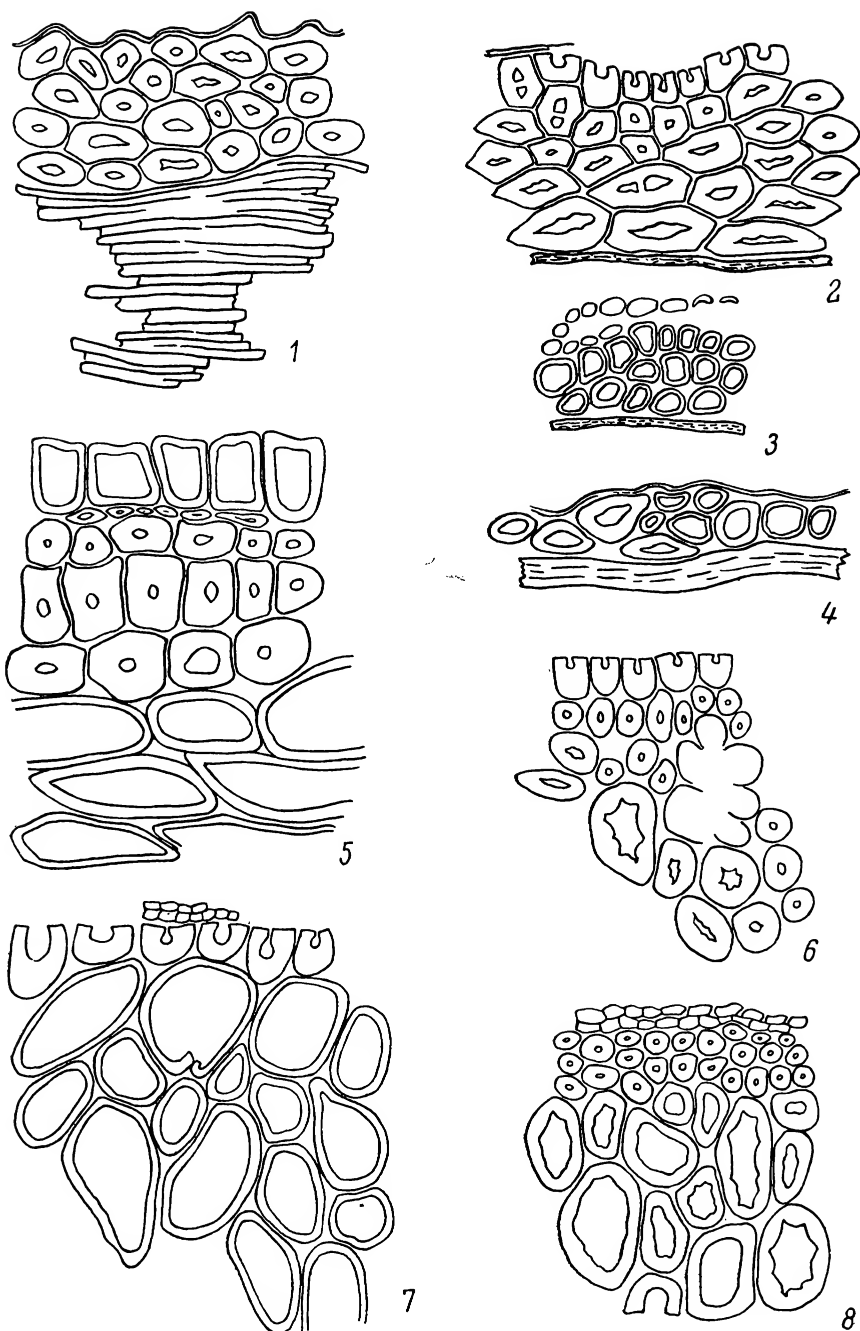


Рис. 4. Спермодерма, ×140.

1 — *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.) K. Koch, *2* — *Glyptostrobus kolymensis* Dorof., *3* — *Cunninghamia lanceolata* Lamb., *4* — *Sciadopitys verticillata* Siebold et Zucc., *5* — *Taxodium distichum* (L.) Rich., *6* — *Sequoia lithuanica* Dorof.; *7* — *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh., *8* — *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.

1, *3*—*5*, *7* *8* — современная; *2* — Колыма, олигоцен; *6* — Акниста, Литва, миоцен.

Тип — рода *K. kokchetavica* Dorof. из покурской свиты (апт-сеноман) оз. Селеты в Казахстане. В роде один вид. Название рода дано по имени героя казахского эпоса Козыкорпеша.

Kozykorpeshia kokchetavica Dorof. sp. nov.

Рис. 1, *1—5*; рис. 3, *3*; рис. 6, *1—14* (см. вклейку)

Голотип: Кокчетавская обл., оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман, образец В. М. Шульги, 1957 г., БИН № 100-2, рис. 6,*6*.

Семена 1.25—2.0 × 0.9—1.45 мм, косояйцевидные, почковидные, овальные, толстые. Спинка сжатая, полукруглая, огибает верхушку и заканчивается небольшим, сосцевидным, слегка отогнутым микропилярным бугорком. Брюшная сторона более прямая, толще, с тупым торцом, на верхнем ее конце большой, овальный, выпуклый, с шероховатой поверхностью рубчик, отделенный от микропиле небольшой седловидной выемкой. Бока плоские, слабо выпуклые или слегка вогнутые. Поверхность темно-коричневая или буроватая, тусклая, равномерно покрытая небольшими, округло-многоугольными ячейками, расположенными концентрическими рядами, параллельными внешнему краю. Раскрываются семена произвольным разрывом кожуры. Полость большая, сильно согнутая, разделенная длинным, узким халазовым выступом, выходящим наружу на торец брюшной стороны в рубчик. Кожура тонкая, на срезе двуслойная. В верхнем слое один ряд небольших, полукруглых клеток с сильно утолщенными стенками, клетки располагаются редко. Ниже залегают 3—5 рядов более крупных, неправильно овальных клеток с более слабо утолщенными стенками и большими полостями.

Семена этого рода внешне несколько напоминают семена секвойеобразных (*Sequoia*, *Taiwania*, *Cunninghamia*, *Sciadopitys*, *Athrotaxis*), но резко от них отличаются сильно согнутым зародышем, занимающим периферийную часть полости, сближенными микропиле и рубчиком и отсутствием крыльев. У секвойеобразных семена с прямым или слабо согнутым зародышем, проходящим по середине семени, рубчик и микропиле расположены на противоположных концах, бока сжаты и крыловидно расширены. Анатомическое строение кожуры описываемого рода в общем также близко к таковому секвойеобразных, например *Cunninghamia* (рис. 4, *3*), но полукруглые клетки в верхнем ряду имеются лишь у современного *Sequoiadendron* (рис. 4, *7*). В меловых, редко и в третичных отложениях встречаются семена с сильнее, чем у современных, согнутым зародышем: например, семена из миоцена ГДР, описанные как *Cupressospermum saxonicum* Mai (1960, p. 34, pl. 3, fig. 1—5), скорее относящиеся к *Taxodiaceae*, чем к *Cupressaceae*. Рубчик и микропиле этих семян расставлены, бока сжаты и окрылены и в целом они сильно отличаются от описываемых. Современные секвойеобразные несомненно связаны с меловыми родами рядом промежуточных родов, у которых зародыш постепенно выпрямлялся, перемещаясь на середину семени, рубчик и микропиле расходились, бока сжимались и окрылялись. По внутреннему строению семян *Kozykorpeshia* довольно близка к родам *Alapaja* и *Seletya*, хотя внешне их семена различаются резко.

Alapaja Dorof. gen. nov.

Семена небольшие, косояйцевидные, овальные, сердцевидные, однобоко- или двояковыпуклые. Спинка сжатая, с ровным краем. Брюшная сторона с фигурно-зубчатым гребнем. Шов узкий, проходящий близ брюшного края от верхушки до основания. Полость большая, зародыш согнутый. Халазовый выступ в полость большой, тупоклиновидный. Кожура умеренной толщины, на срезе двуслойная.

Тип рода — *A. uralensis* Dorof. из сеноман-турона Алапаевска на Урале. В роде один вид.

Alapaja uralensis Dorof. sp. nov.

Рис. 1, *8—10*; рис. 3, 5—8; рис. 7, *1—10* (см. вклейку)

Голотип: Свердловская обл., г. Алапаевск, скв. 122, гл. 18.0—21.8, сеноман-турон, образец В. С. Певзнера, 1958 г., БИН № 101-1, рис. 7, *2*.

Семена 2.7—5.0×1.8—2.45 мм, овальные, косояйцевидные, сердцевидные, слегка изогнутые в оси и скрученные, нерегулярно граненые. Верхушка сужена, всегда ассиметрично сдвинутая к спинке, оттянутая и приподнятая над уровнем брюшка или ниже его. Микропилярный бугорок небольшой, сосцевидный. Основание клиновидное, оттянутое в короткую или длинную центральную ножку. Спинка сжата, узко окантованная, с ровным краем. Брюшная сторона с высоким, фигурно-зубчатым гребнем. Шов узкий, с шероховатой или мелкобугорчатой поверхностью, проходит близ края от верхнего конца и заканчивается в основании ножки. Поверхность темно-серая, иногда почти черная или коричневатая, тусклая, покрытая небольшими, округло-многоугольными ячейками, расположенными концентрическими дугами; местами видны низкие, узкие валики или островатые гребни, проходящие параллельно спинке. На расколовшихся по шву экземплярах видна большая, согнутая полость, разделенная большим, тупоклиновидным халазовым выступом, узкий конец полости несколько оттянут, с выходом в микропиле. По торцу расколовшейся стенки брюшной стороны проходит узкий след проводящего пучка, заканчивающийся выходом в ножку. Кожура довольно толстая, на срезе двуслойная. Верхний ряд из небольших, полукруглых клеток, ниже еще 1—2 ряда небольших же, но округлых клеток, все они — с сильно утолщенными стенками. Середину верхнего слоя слагают крупные, линзовидные, овальные, реже округлые клетки с сильно утолщенными стенками; располагаются эти клетки горизонтально, косо и вертикально, число рядов 3—4, иногда 7—8. В основании слоя залегают 1—3 ряда небольших, округлых клеток с сильно утолщенными стенками.

Внешне семена этого рода несколько напоминают семена *Taxodium*, но последние трехгранные, с широким, на всю грань швом, с прямым зародышем. Более близки к описываемым короткие семена *Glyptostrobus*, редко встречающиеся среди массы продолговатых только у третичных видов. Но семена *Glytosptrobus* слабее согнуты, шов у них широкий, проходит по вогнутой стороне, а на торце имеется длинное деревянистое крыло. И анатомически описываемый род ближе к ископаемым видам *Glytostrobus*, так как у тех и других имеются полукруглые и крупные линзовидные клетки (последние различаются величиной, формой и расположением), однако мелких округлых клеток в основании слоя у *Glyptostrobus* нет.

Кроме типового местонахождения, семена этого же вида найдены в сеноманских отложениях по р. Синаре в Свердловской обл.

Seletya Dorof. gen. nov.

Семена мелкие, от косояйцевидных до почти округлых, иногда с узким, однобоким, кожистым крылом. Шов широкий, торцевой, оголенный или прикрытый наружным слоем кожуры. Зародыш согнутый. Халазовый выступ в полость большой, тупоклиновидный. Кожура довольно толстая, на срезе двуслойная.

Тип рода — *S. kryshtofovichii* Dorof. из покурской свиты (апт-сеноман) оз. Селеты в Казахстане. Название рода — по оз. Селеты. Кроме Казахстана, близкие семена, скорее относящиеся к другому виду (коллекция еще небольшая), найдены в меловых отложениях Полдневского рудника в Свердловской обл.

Seletya kryshtofovichii Dorof. sp. nov.

Рис. 2, *1—6*; рис. 3, *1*, *2*; рис. 8, *1—16* (см. вклейку)

Голотип: Кокчетавская обл., оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман, образец В. М. Шульги, 1957 г., БИН № 100-3, рис. 8, *16*.

Семена 1.7—3.05×1.15—2.0 мм, косояйцевидные, полукруглые и округлые, по форме изменчивые, довольно толстые. Спинка прямая, слабо вогнутая или выпуклая, сжатая, но торец тупой. Брюшная сторона и часть основания утолщены, торец тупой, отвесно или косо срезан. Шов широкий, голый, с шероховатой поверхностью, иногда на нем видна продольная щель раскрывания (рис. 8, *9*), или прикрытый наружным слоем кожуры; в этом случае у некоторых экземпляров имеется узкое, кожистое крыло (рис. 8, *2*, *16*). Микропилярный бугорок небольшой, расположен на верхушке близ спинки. Участок верхушки, разделяющий микропиле и верхний конец шва, короткий, седловидный, с тупым торцом. Поверхность боков темно-серая, почти черная или коричневатая, местами блестящая или тусклая, покрытая довольно крупными округло-многоугольными ячейками, располагающимися концентрическими дугами. На расколовшихся по шву экземплярах (рис. 8, *10*, *13*) видна большая полость, зародыш сильно согнут, микропилярный конец приподнят, халазовый выступ большой, тупоклиновидный, след проводящего пучка проходит от халазового выступа до выхода в рубчик в основании семени. Кожура неравномерно толстая, на срезе двуслойная. В верхнем слое наружный ряд слагают небольшие полукруглые клетки, ниже залегают 2—3 ряда небольших же, но округлых клеток, все они — с сильно утолщенными стенками. Середину слоя образуют очень крупные, линзовидные или неправильно овальные клетки с сильно утолщенными стенками; клетки располагаются горизонтально и косо, нередко разделены большими разрывами. В основании слоя имеются 2—3 ряда небольших клеток, сходных с клетками верхней части слоя.

Семян такого типа у современных хвойных нет, но во внешнем их облике можно найти черты отдаленного сходства с семенами *Taxodium*. Внутреннее же строение семян нового рода очень сходно с таковым *Alapaja*, отчасти и *Kozykorpeshia*, во внешнем облике семян которых больше черт от современных *Taxodiaceae*. Анатомически описываемый род близок к *Alapaja*, отчасти и к *Taxodiastrum*. Благодаря сходству внутреннего строения семян и анатомии кожуры с таковыми вымерших родов *Taxodiaceae* принадлежность рода *Seletya* к этому же семейству очень вероятна.

Sinara Dorof. gen. nov.

Семена небольшие, продолговатые и кубаревидные, нерегулярно граненые и ребристые, асимметричные, по форме очень разнообразные. Микропилярный бугорок небольшой, сосцевидный, расположен в выемке верхушки или боковой. Рубчик большой, с неровным контуром, базальный или боковой, у многих семян не виден. Поверхность матовая, равномерно покрытая небольшими, округло-многоугольными ячейками. Гнездо на всю величину семени или меньше его, располагается эксцентрично, открывается отламывающейся по ровному шву створкой. Зародыш прямой. Кроме нормально развитого гнезда, имеются более мелкие полости, возможно, отвечающие стерильным гнездам с особыми семезачатками. Кожура умеренной толщины, на срезе двуслойная. Срез в общем типе близкий к таковому *Alapaja* и *Seletya*.

Тип рода — *S. mirabilis* Dorof. из сеномана р. Синары на Урале. Название рода дано по р. Синаре. Кроме типового местонахождения, семена этого же рода собраны из мела в нескольких пунктах Свердловской обл. и в Казахстане. Коллекции еще небольшие, но и они показывают, что даже на Урале было два вида.

Sinara mirabilis Dorof. sp. nov.

Рис. 2, *7—13*; рис. 3, *4*; Рис. 5, *1—11*

Голотип: Свердловская обл., правый берег р. Синары, Зыряновское месторождение известняка, гл. 20 м, мысовская свита, сеноман, образец В. А. Грачева, 1959 г., БИН № 102-1, рис. 5, *3*.

Семена 1.85—4.25×1.15—2.15 мм, продолговатые, почти плоские и короткие, кубаревидные, асимметричные, со многими нерегулярными, выпуклыми или вогнутыми гранями, толстоватыми, реже острыми, прямыми или дуговидными ребрами. Бока с тупоклиновидными или крыловидными выступами, располагающимися без определенного порядка. Сохраняются обрывки эпидермы углисто-черного цвета, блестящей, с продолговатыми или овальными клетками. Местами видны следы узких или широких, но плоских проводящих пучков, расходящихся по бокам от верхушки. Поверхность самих семян от темно-коричневой до бурой, тусклая, равномерно покрытая небольшими, округло-многоугольными ячейками. Верхушка косо или горизонатально срезана или выемчатая, реже заостренная. Основание суженное до клиновидного, но чаще тупое, неровное. Микропилярный бугорок небольшой, сосцевидный, обычно располагается ниже верхушки, в выемке или на конце одного из ребер. Рубчик большой, неровный, шероховатый, базальный или боковой, у многих семян он не виден. Нормально развивается одно гнездо, довольно большое, овальное или узкое, располагается всегда несколько эксцентрично, поэтому за его пределами в семени остаются довольно большие выступы, возможно, отвечающие другим стерильным гнездам или пустотам типа воздушных или других полостей. Гнездо раскрывается отламывающейся по ровному шву створкой. Семяпочка прямая. Кожура умеренной толщины, на срезе двуслойная. В верхнем слое всегда имеется один ряд небольших, полукруглых клеток, ниже которого залегают 1—2 ряда небольших же, но округлых клеток, все с сильно утолщенными стенками. Середина слоя наиболее мощная, клетки крупные, неправильно овальные, ориентированы свободно, стенки их утолщены не очень сильно, полости большие, поэтому ткань здесь довольно рыхлая. В основании слоя 3—4 ряда небольших клеток, вполне сходных с клетками верхней части среза.

Очень своебразные и систематически во многом еще не очень ясные семена. Необычна у них общая форма со многими гранями и ребрами, эксцентрично располагающееся гнездо, нередко небольшое, занимающее лишь часть семени и раскрывающееся отламывающейся по ровному шву створкой. Наиболее удивительно наличие в семени добавочных полостей. Возможно, это только пустоты в кожуре типа воздушных или смоляных, но возможно, что это и дополнительные гнезда с особыми зачатками, которых первично закладывалось несколько, но позднее они не развивались. Несмотря на отсутствие у современных хвойных хотя бы близких семян, описываемые можно сближать с хвойными, именно с *Taxodiaceae*. У них вполне сходная, также легко опадающая эпидерма, такой же микропилярный бугорок, сходное мелкоячеистое строение поверхности. И в анатомическом строении кожуры описываемого рода много сходного с таковым *Alapaja*, *Seletya* и *Taxodiastrum*. Очевидно, и описываемая *Sinara* является вымершим *Taxodiaceae*. Из всех описываемых родов *Sinara* более походит на *Taxodiastrum*: наиболее близкая общая форма хотя бы у некоторых семян — прямая семяпочка.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. **1974**. К истории рода *Glyptostrobus*. Бот. ж., 301, 1. — **1975**. К систематике некоторых *Taxodiaceae*. Палеонтол. ж., 1. — **1976**. К систематике третичных *Taxodium*. Бот. ж., 61, 10.

Дорофеев П. И., И. Н. Свешникова. **1959**. О находке остатков *Sciadopitys* в верхнемеловых отложениях Урала. ДАН СССР, 128, 6.

Alwin K. L. **1953**. Three Abietaceous cones from the Wealden formation of Belgium. Mém. Inst. Sci. Nat. de Belgique, 125. — **1957**. On the two cones *Pseudoaraucaria*

and *Pityostrobus* from the Wealden formation of Belgium. Mém. Inst. Sci. Nat. de Belgique, 135. — 1960. Further conifers of the *Pinaceae* from the Wealden formation of Belgium. Mém. Inst. Sci. Nat. de Belgique, 146.

Chandler M. E. J. 1966. Fruiting organs from the Morrison formation of Utah. U. S. A. Bull Brit. Mus. (Nat. hist.) 12, 4.

Harris T. M. 1953. Conifers of *Taxodiaceae* from the Wealden of Belgium. Mém. Inst. Sci. Nat. de Belgique, 126.

Mai D. H. 1960. Über neue Früchte und Samen aus dem deutschen Tertiar. Paleontol. Zeitschr., 34, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VI 1978.

SUMMARY

The paper deals with five extinct genera of Cretaceous conifers from three localities. Three genera (*Taxodiastrum*, *Seletya* and *Kozykorpeshia*) are described from the beds near Selety lake in Northern Kazakhstan. The genus *Alapaja* is described from the beds in the vicinity of town Alapajevsk and the genus *Sinara* — from Sinara river (both localities in Sverdlovsk region, the Urals). The age of these beds is determined conditionally as dating from apt-cenomanian interval for Selety lake, cenomanian — for Sinara and cenoman-turonian — for Alapajevsk. The new genera have been established on the basis of well preserved seeds. Besides the seeds of recorded genera these beds contain seeds and some leaves and twigs of other conifers — *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, mainly *Sequoieae*, all appearing to be extinct and incomparable with any living genus. It is impossible to combine the separate plant remains into any genus. *Taxodiastrum* is in many respects similar with *Taxodium*. *Kozykorpeshia* in some general features is like many *Sequoieae*, but differs from them possessing a curved embryo. *Alapaja* in general appearence resembles *Taxodium* and *Glyptostrobus*, but differs from both by bended embryo. The structure of *Seletya* and *Sinara* type seeds is unlike that of any conifers, but the inner structure of *Seletya* seeds is like that of *Alapaja* and partly like *Kozykorpeshia*. The most isolated genus *Sinara* is similar with *Alapaja*, *Seletya* and *Taxodiastrum* only in its anatomical structure, and perhaps belongs to extinct *Taxodiaceae*.

УДК 581.9 : 551.791 : 56.017.4 : 599

В. В. Украинцева

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТЕПЛЫХ ЭПОХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ВЫМИРАНИЕ НЕКОТОРЫХ КРУПНЫХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

V. V. UKRAINTSEVA. VEGETATION OF WARM INTERVALS OF LATE PLEISTOCENE AND THE EXTINCTION OF SOME LARGE HERBIVOROUS MAMMALS

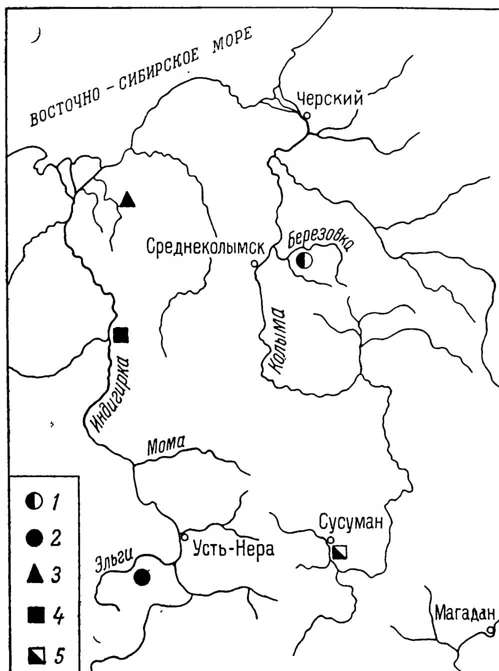
Приведены результаты изучения растительных остатков из желудочно-кишечных трактов крупных растительноядных млекопитающих — лошади, мамонта, бизона, погибших, согласно данным C^{14}, в различные этапы каргинского межледникового интервала в бассейне р. Индигирки. В этот период леса достигали побережья Северного Ледовитого океана, возрастала заболоченность, что приводило к резкому сокращению травянистых сообществ, служивших пастбищами растительноядным животным. Меняется качественный состав пищи животных. В составе их кормов начинали доминировать растения влажных и заболоченных сообществ — осоки, пушицы, злаки, зеленые и сфагновые мхи, которые по содержанию основных питательных элементов (протеин, белки, жиры) и минеральному составу значительно отличаются от растений сухих местообитаний и лугового разнотравья.

Изменение природной среды в сторону похолодания в конце плиоцена и в раннем плейстоцене послужило причиной возникновения холодолюбивых форм млекопитающих — мамонтов, овцебыков, яков, северных оленей и других, широко распространенных в холодные эпохи позднего плейстоцена в Евразии и Северной Америке. Хорошо известны многочисленные костные остатки и целые скелеты этих животных в отложениях плейстоцена Сибири (Черский, 1891; Павлова, 1906а, б, 1910; Попов, 1947; Громов, 1948; Верещагин, 1975, 1977; Лазарев, 1977а, б; Лазарев, Тирская, 1975). В настоящее время в Сибири найдено около 50 почти полных скелетов представителей верхнепалеолитического фаунистического комплекса. Тем не менее мерзлые туши животных с хорошо сохранившимися внутренностями, в том числе и желудочно-кишечными трактами, наполненными растительными остатками, находят чрезвычайно редко. Это связано, как известно, с тем, что трупы погибших животных сохраняются хорошо лишь в том случае, если существуют благоприятные условия для их захоронения на месте гибели.

В Сибири в теплые эпохи плейстоцена такие условия несомненно существовали. К ним должны быть отнесены повышенная заболоченность и заозеренность, очень вязкие грунты, вечная мерзлота. Можно полагать, что уровни оттаивания вечномерзлых грунтов в теплые интервалы плейстоцена и голоцена были значительно глубже, чем в холодные интервалы и в настоящее время, особенно у берегов рек, озер, по краям болот. В связи с этим в теплые интервалы плейстоцена возрастала летняя смертность крупных животных. Мерзлота «консервировала» погибших животных, препятствуя их разложению. Лишь в силу существования такого рода условий до нас смогли дойти мерзлые туши животных, погибших в летние сезоны теплых интервалов плейстоцена. Мы склонны считать, что именно возраставшая летняя смертность крупных растительноядных млекопитающих в теплые интервалы плейстоцена и голоцена в основном явилась одной из причин вымирания одних (мамонт, шерстистый

Рис. 1. Места находок целых трупов и скелетов плейстоценовых растительноядных млекопитающих.

1 — мамонт, 1900 г., р. Березовка; *2* — лошадь, 1968 г., р. Эльги; *3* — мамонт, 1972 г., р. Шандрин; *4* — бизон, 1972 г., р. Индигирка; *5* — мамонт, 1977 г., ручей Киргилях левый приток р. Берелёх.



носорог) и сокращения в Азии ареалов других (овцебык, бизон, як и др.).

Холодные же периоды плейстоцена, напротив, были менее благоприятны для захоронения погибших по тем или другим причинам животных, так как трупы последних, часто оставаясь на поверхности, поедались хищниками или разлагались. В связи с этим условия жизни живо́тных в холодные эпохи плейстоцена могут быть охарактеризованы только при палеоботаническом исследовании отложений, вмещающих остатки погибших животных, что не всегда соответствует времени их жизни и гибели, так как возможно переотложение костей; тем самым исключается возможность получить достоверные представления о ландшафтах, адекватных времени жизни погибших животных.

С 1900 г. и по настоящее время в бассейнах рек Колымы и Индигирки в отложениях второй и третьей надпойменных террас найдены мерзлые, почти полностью сохранившиеся животные: мамонт на р. Березовке в 1900 г.; лошадь на р. Эльги в 1968 г.; бизон на р. Индигирке (среднее течение) в 1971 г.; детеныш мамонта на р. Берелёх в 1977 г. (рис. 1). В 1971 г. на р. Шандрин — правом притоке низовьев р. Индигирки, был найден полный скелет мамонта (Верещагин, 1975): под прикрытием ребер в замороженном состоянии хорошо сохранился желудочно-кишечный тракт животного, наполненный более или менее переваренными растениями (рис. 2, 3). Вес последнего достигал 290 кг. Ботаническому институту им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) для изучения передано около 15 кг растительных остатков из желудочно-кишечного тракта этого мамонта. Эта уникальная в своем роде находка позволила впервые изучить строение желудочно-кишечного тракта мамонта. Все указанные выше находки имеют исключительно важное значение для палеозоологических, палеоботанических и палеогеографических реконструкций и построений.

Как известно, растительный покров относится к числу основных факторов, характеризующих условия обитания крупных растительноядных животных. В связи с этим исследование содержимого желудочно-кишечных трактов ископаемых животных, захороненных in situ, позволяет: 1) установить состав растений, которыми питались животные незадолго до своей смерти, и, следовательно, непосредственно в районах их гибели, 2) восстановить флору и характер растительности районов их гибели, 3) составить представление о ландшафтах и климате времени жизни этих животных, 4) установить условия обитания и понять причины вымирания мамонтов и некоторых его «спутников».

Еще в 1861 г., когда не были известны такого рода находки, А. Ф. Миддендорф писал: «Какое бы полное понятие получали мы об условиях жизни их (мамонтов, — *В. У.*) и причинах их вымирания, если бы содержимое желудка у наиболее сохранившихся трупов было подвергнуто микроскопическому анализу» (с. 855). Исследованию остатков растений из желудков



Рис. 2. Желудочно-кишечный тракт шандринского мамонта, наполненный растительными остатками (в замороженном состоянии). Общий вид. Фот. Н. В. Ловелиуса.

ископаемых животных придавали и придают большое значение М. С. Воронин, В. Н. Сукачев, А. И. Толмачев, Б. А. Тихомиров, Е. Д. Заклинская, Л. А. Куприянова.

Согласно К. К. Флёрову (1965), растительноядные млекопитающие имеют очень большое значение для выявления ландшафтов прошлого. Он пишет: «Большое разнообразие биологических типов и экологических ниш, которые они занимают, делают млекопитающих прекрасными индикаторами ландшафтов. Тесная связь, существующая между растительноядными млекопитающими и флорой, позволяет еще более обоснованно судить о тех условиях, в которых обитал тот или иной вид. Не надо забывать, что малейшее отклонение в составе растительности, служившей пищей млекопитающим, способе ее добывания и передвижения резко отражается на их строении. Все это делает млекопитающих одним из наилучших объектов для палеогеографических реконструкций по сравнению с другими животными» (с. 121).

Возможность исследовать состав растений, находящихся в желудочно-кишечном тракте ископаемого животного, представилась впервые, когда в 1900 г. на р. Березовке, правом притоке р. Колымы, примерно в 320 км к северо-востоку от Среднеколымска была найдена почти полностью сохранившаяся мерзлая туша мамонта (Герц, 1902). В. Н. Сукачев (1914), изучавший содержимое желудка березовского мамонта, пришел к заключению, что питался мамонт главным образом луговыми травами. Эти данные вполне подтверждаются морфологией мамонтов — настоящих грассифагов, имеющих специальные приспособления для захватывания (Флёров, 1931) и перетирания жестких трав (Громов, 1948). Как показал Флёров, «двулопастное» строение конца хобота мамонта стоит в связи со способом питания. Конец хобота мамонта, состоящий из сильно развитой нижней лопасти и верхнего пальцеобразного ее отростка, был прекрасным органом, служащим для срывания травы. Согласно В. И. Громову

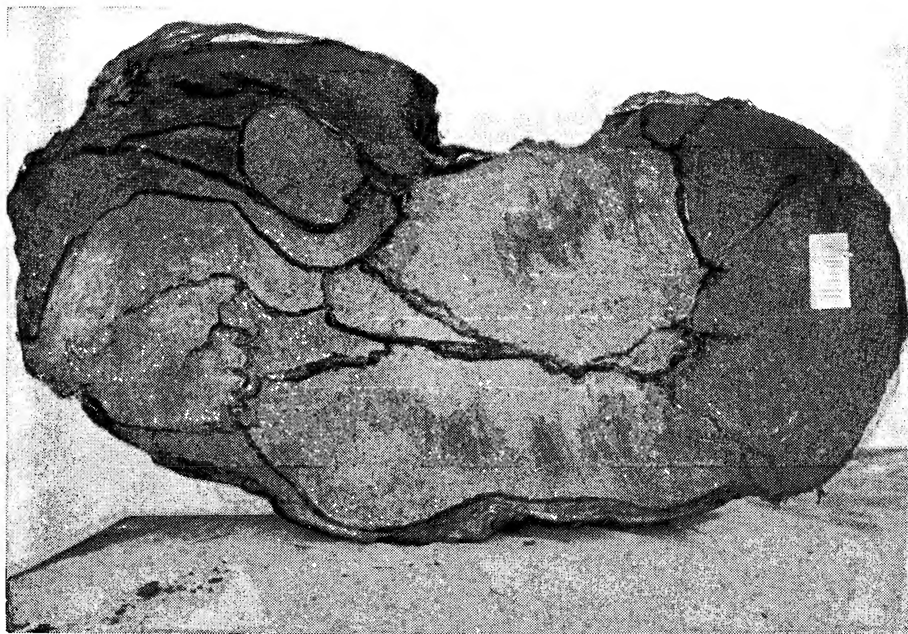


Рис. 3. Желудочно-кишечный тракт шандринского мамонта в разрезе. Фот. Н. В. Ловелиуса.

(1948), в эволюции жевательного аппарата от примитивных Elephans meridionalis до мамонта наблюдается увеличение высоты коронки, увеличение числа зубных пластинок, появление складчатой эмали и уменьшение ее толщины. Громов, как и большинство других авторов, считает, что такого рода превращения в жевательном аппарате были обусловлены изменением состава пищи от более сочной и мягкой к более грубой, что, вероятно, было вызвано переходом предков мамонтов из лесов на открытые участки с преобладанием жестких, трудно пережевываемых и трудно перевариваемых трав.

Теперь уже исследованы остатки растений из желудков еще трех ископаемых животных — лошади, найденной на р. Селерикан, мамонта с р. Шандрин и бизона, обнаруженного в среднем течении р. Индигирки (рис. 1). В стадии изучения находится содержимое желудка детеныша мамонта, найденного 23 июня 1977 г. на ручье Киргилях в верховьях р. Колымы (рис. 4). По пыльце, спорам, растительным тканям (Тихомиров, Культина (Украинцева), 1973; Солоневич, Вихирева-Василькова, 1977; Солоневич и др., 1977; Украинцева, 1977; Украинцева и др., 1978), плодам и семенам (Егорова, 1977) установлен состав растений, которыми питались животные незадолго до своей смерти (см. таблицу).

Различие состава растений, поедаемых животными, по палинологическим данным представлено на рис. 5. В содержимом желудочно-кишечного тракта лошади, погибшей на ручье Большой Селерикан (р. Эльги), пыльца травянистых растений составляет 80.3% ; пыльца деревьев, кустарников и кустарничков — 8.4% ; споры различных мхов и папоротников — 11.3% (Украинцева, 1977). В содержимом желудочно-кишечного тракта бизона с р. Индигирки (Украинцева и др., 1978) пыльца трав и споры представлены почти в равных количествах: соответственно — 49.7 и 43.4% . На долю пыльцы деревьев, кустарников и кустарничков приходится 6.9% . В желудочно-кишечном тракте мамонта, обнаруженного на р. Шандрин, доминируют споры мхов, составляющие 77% ; на долю пыльцы трав приходится 19.4% , а на долю пыльцы деревьев, кустарников и кустарничков — лишь 3.6% .



Рис. 4. Мамонтенок Дима, 1977 г., ручей Киргилях. Фот. С. Стешенко.

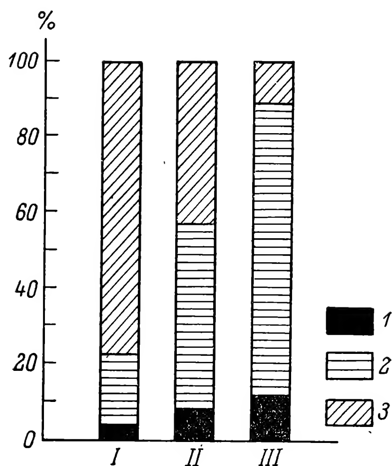
Важно отметить, что процентные соотношения пыльцы и спор различных групп растений — трав, мхов, деревьев, кустарников и кустарничков — довольно близки процентным соотношениям тех же групп, определенных по макроостаткам. По данным Н. Г. Солоневич и В. В. Вихиревой-Васильковой (1977), в желудочно-кишечном тракте лошади доминировали остатки травянистых растений, составляющие 90% всей растительной массы; древесные остатки составляли 5—7, остатки различных мхов — 1—2%.

Полученные данные позволили установить качественные различия флор районов находок ископаемых животных и подтвердили существование растительной зональности в теплые периоды плейстоцена. Даты гибели этих животных, по данным C^{14} (см. таблицу), приходятся на различные этапы каргинского (геттвейгского — по европейской шкале; Порт-Талбот 1, 2; Плам-Поинт — по американской шкале) межледникового интервала (Гейнц, Гарутт, 1964; Арсланов, Чернов, 1977), который охватывает промежуток времени между зырянским (более 50 тыс. лет назад) и сартанским, наступившим 25 тыс. лет назад, оледенениями. Оптимум каргинского межледниковья приходится на середину этого интервала — мелохетское потепление, которое произошло примерно 42—35 тыс. лет назад (с оптимумом около 40 тыс. лет — Кинд, 1972).

В каргинский межледниковый интервал, особенно в его оптимальную фазу, климатические условия Сибири были мягче современных. Об этом свидетельствует существование в этот период лесной растительности в ныне безлесных районах бассейна р. Индигирки. Как установлено исследованиями содержимого желудочно-кишечного тракта мамонта с р. Шандрин (Солоневич и др., 1977), в районе находки мамонта около 42 тыс. лет назад произрастали леса из *Larix gmelinii*, кора, хвоя, остатки семенных чешуй и пыльца которой обнаружены в его желудке. В настоящее время в бассейне р. Шандрин широко распространены болотистые и кочкарные тундры, осоково-гипновые и сфагновые болота. Аналогом растительности р. Прашандрин периода жизни и гибели мамонта могут служить заболоченные лиственничные леса и редколесья бассейна р. Эрча — правого притока низовьев р. Индигирки. Северная граница этих лиственничников проходит в 200 км южнее места находки мамонта.

Рис. 5. Состав растений, определенных по пыльце и спорам, в содержимом желудочно-кишечных трактов.

I — мамонта, р. Шандрин; *II* — бизона, р. Индигирка; *III* — лошади, р. Эльги.
1 — пыльца деревьев, кустарников и кустарничков; *2* — пыльца трав; *3* — споры *Bryophyta* и *Pteridophyta*.



В верховьях Индигирки около 40 тыс. лет назад, как показало изучение содержимого желудка лошади с р. Селерикан и отложений, ее вмещающих (Украинцева, 1977; Белорусова и др., 1977), были распространены горные лиственничные леса с елью *Picea obovata* и, возможно, *P. ajanensis*; в долинных лесах произрастали, вероятно, крупные березы из sect. *Costatae* и ольха пушистая *Alnus hirsuta*. Большое значение в ландшафтах имели луговые и лугово-степные сообщества, служащие пастбищами. Заметную роль в травянистых сообществах района исследования в то время играла *Kobresia capilliformis* — теперь характерное растение высокогорий Средней и Центральной Азии и Монголии, где изредка встречается в средней и верхней части лесного пояса. В желудке лошади обнаружено 800 плодов этого вида. Т. В. Егорова (1977) связывает вымирание *Kobresia capilliformis* — вида, некогда в изобилии встречавшегося в районе обитания лошади, с возрастанием континентальности климата Восточной Сибири в послекаргинское время, выразившееся, в частности, в резком уменьшении снежного покрова. Южнее и юго-западнее района находки лошади в состав лесов, кроме хвойных, входили и широколиственные породы — вяз, лещина и др., пыльца которых очень хорошей сохранности обнаружена в желудке лошади.[1]

В. Н. Сукачев определил образцы древесины, залегавшие под трупом березовского мамонта и из отложений, его вмещающих. Там оказались ольха *Alnus* sp., лиственница *Larix* sp. и береза древовидная *Betula alba* s. l., растущие и ныне в бассейне р. Колымы и в районе находки мамонта. Эти материалы дали возможность В. Н. Сукачеву сделать вывод, что климат в период гибели мамонта не был суровее современного; был ли он теплее или такой же, как современный, — на этот вопрос В. Н. Сукачев ответа не дал. Во всяком случае наличие лесных сообществ из упомянутых древесных пород не вызывает сомнений.

Определения, проведенные позднее по пыльце и спорам, позволили Л. А. Куприяновой (1957) сделать заключение, что климат времени жизни и гибели березовского мамонта был теплее современного, поскольку некоторые растения, встречавшиеся в то время на р. Березовке — *Pinus sibirica*, *Caragana jubata* и др., теперь растут значительно южнее и юго-западнее. Дата гибели березовского мамонта приходится на начальные фазы каргинского межледниковья, когда еще, вероятно, травянистые сообщества были представлены более широко и преобладали леса долинного типа.

Таким образом, полученные палеоботанические данные свидетельствуют о том, что в оптимальные фазы каргинского межледниковья в бассейне р. Индигирки вплоть до ее низовьев господствовали лесные ландшафты. Увеличение облесенности и заболоченности в теплые интервалы плейстоцена приводило к резкому сокращению травянистых сообществ, которые получали широкое распространение в холодные (ледниковые) интервалы плейстоцена в Евразии и Северной Америке. В связи с этим

[1] Очень хорошая сохранность пыльцы не дает оснований трактовать ее как «переотложенную».

Состав растений, определенных в содержимом желудочно-кишечных трактов растительноядных плейстоценовых млекопитающих Сибири *

Растение	Животное, дата его гибели по C^{14}							
	березовский мамонт, 44 000 лет назад		шандринский мамонт, 41 740 ± 1290 лет назад		селериканская лошадь, 38 590 ± 1180 лет назад		малыхчинский бизон, 29 500 ± 1000 лет назад	
	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры
Larix dahurica Turcz.			+	+				+
Larix sp.	+					+		
Picea obovata Ledeb.						+		
P. cf. *ajanensis* Fisch.						+		
Picea sp.				+				
Pinus sibirica (Rupr.) Mayr		+						+
P. pumila (Pall.) Regel				+		+		+
P. sylvestris L.						+		
Pinus sp. sp.						+		
Juniperus sp.						+		
Salix sp.$_1$—sp.$_3$						+		
Salix sp.$_2$						+		
Salix sp.$_3$						+		
Salix sp. sp.		+	+	+	+	+		+
Populus suaveolens Fisch.						+		
Betula sp. ex sect. *Costatae*						+		
B. alba L. s. l.	+					+		
B. fruticosa Pall.						+		
B. platyphylla Sukacz.						+		+
B. exilis Sukacz.				+		+		+
Betula sp. ex sect. *Nanae*			+					+
Betula sp. sp.				+	+	+		
Alnus hirsuta (Spach) Rupr.		+				+		+
A. fruticosa Rupr.				+	+	+		+
Alnus sp.	+	+	+?					
Corylus cf. *cornuta* Marsh.						+		
Ulmus pumila L.						+		
U. cf. *propinqua* Koidz.						+		
Ulmus sp.								+
Caragana jubata (Pall.) Poir.		+						
Typha sp.								+
Potamogeton sp.						+		
Agropyron cristatum (L.) Gaertn.	+	+				+		
Agropyron sp.		+				+		
Alopecurus alpinus s. l.	+	+						
Beckmania eruciformis L. s. l.	+	+						
Bromus sibiricus Drob.		+						
Calamagrostis sp.			+					
Helictotrichon krylovii (N. Pavlov) Henrard.			+					
Hordeum violaceum Boiss. et Huet	+							
Phragmites communis Trin.		+						
Elymus sp.		+						
Festuca sp. sp.			+					
Poa arctica R. Br.						+		
Poaceae gen.	+	+	+	+		+	+	+
Carex lagopina Wahlenb.	+							
Carex sp. sp.	+					+		
Eriophorum sp.								
Kobresia cf. *capilliformis* Ivanova				+				
Kobresia sp.							+	
Cyperaceae gen.		+	+	+		+	+	+
Juncus sp.						+		
Allium shoenoprasum L.						+		
A. strictum Shrad.						+		
Oxyria digina (L.) Hill (?)		+						+

* Сукачев, 1914; Куприянова, 1957; Тихомиров, Культина-Украинцева, 1973; Солоневич, Вихирева-Василькова, 1977; Солоневич и др., 1977; Украинцева, 1977; Украинцева и др., 1978.

Растение	Животное, дата его гибели по C^{14}							
	березовский мамонт, 44 000 лет назад		шандринский мамонт, 41 740 ± 1290 лет назад		селериканская лошадь, 38 590 ± 1180 лет назад		малыхчинский бизон, 29 500 ± 1000 лет назад	
	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры
Polygonum bistorta L.								+
P. foliosum H. Lindberg						+		
P. scabrum Moench						+		
Rumex acetosella L.		+						
Rumex sp.						+		
Atriplex sp.		+						
Chenopodium sp.						+		
Chenopodiaceae gen.								+
Cerastium sp.		+						
Dianthus sp.		+				+		
Lychnis sibirica L.						+		
Minuartia arctica (Stev.) Asch.						+		
M. macrocarpa (Pursh.) Ostenf.						+		
Melandrium sp.		+						
Sagina sp.		+				+		
Silene sp.						+		
Stellaria jacutica Schischk.						+		+
Stellaria sp.								+
Caryophyllaceae gen.				+		+		+
Nuphar pumilum (Hoffm.) DC.						+		
Nymphaea sp.						+		
Caltha palustris L.		+				+		
Ranunculus acris L.	+							
Ranunculus sp.						+		
Thalictrum foetidum L.						+		
Ranunculaceae gen.								+
Papaver sp.						+		+
Polygala sp.								
Brassicaceae		+				+		+
Sedum purpureum (L.) Schult.						+		
Saxifraga sp. sp.				+		+		+
Dryas punctata Juz.				+				
Potentilla emarginata Pursh.						+		
P. multifida L.						+		
Potentilla sp.		+				+		+
Rubus arcticus L.						+		
Sanguisorba officinalis L.		+				+		
Rosa sp.		+						
Rosaceae gen.		+				+		+
Astragalus sp.						+		
Hedysarum sp.						+		
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	+	+						
Lathyrus pilosus Cham.						+		+
Fabaceae gen. (*Leguminosae*)						+		+
Epilobium sp.						+		
Aegopodium podagraria (L.) (?)		+						
Angelica dahurica (Fisch.) Benth.		+				+		
Apiaceae (*Umbelliferae* gen.)						+		+
Vaccinium vitis-idaea L.			+	+				
Ericaceae gen.			+	+		+	+	+
Gentiana sp.		+						+
Phlox sibirica L.								+
Polemonium boreale Adams								+
Labiatae gen.				+		+		
Pedicularis sp.				+		+		+
Valeriana capitata Pall.				+		+		
Artemisia borealis L.								
A. dracunculus s. l.								
A. sacrorum Ledeb. s. l.						+		
A. vulgaris L.				+		+		

Растение	Животное, дата его гибели по C^{14}							
	березовский мамонт, 44 000 лет назад		шандринский мамонт 41 740 ± 1290 лет назад		селериканская лошадь, 38 590 ± 1180 лет назад		малыхчинский бизон, 29 500 ± 1000 лет назад	
	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры	макро-остатки	пыльца, споры
Artemisia sp.				+		+		+
Aster sp.						+		+
Centaurea sp.								+
Cirsium sp.						+		
Gnaphalium uliginosum L. s. l.								
Mulgedium sibiricum (L.) Less.						+		
Saussurea sp.						+		
Asteraceae gen.				+		+		+
Indet. dicotyledoneae				+		+		+
Indet. monocotyledoneae						+		+
Hepaticae								+
Sphagnum angustifolium C. Jens.			+					
S. girgensohnii Russ.			+					
S. sp. ex sect. *Subsecunda*			+					
S. sp. ex sect. *Palustria*			+					
Sphagnum sp. sp.			+	+	+	+	+	+
Polytrichum commune Hedw.			+					
P. strictum Sm.			+		+			
Polytrichum $sp._{1-3}$					+		+	+
Dicranum sp.				+				+
Pottia sp. (*Pottiaceae*)								+
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.					+			
Tortula ruralis (Hedw.) Crome					+			
Bryum sp. sp.					+		+	
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	+		+					
Thuidium abietinum (Hedw.) B. S. G.					+			
Thuidium sp.					+			
Drepanocladus fluitans (Hedw.) Warnst. (=*Hypnum fluitans* (Dill.) L.)	+							
Drepanocladus sp.					+			
Calliergon sp.					+			
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske								
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.					+			
Bryales $sp._{1-6}$		+		+		+		+
Equisetum sp.				+		+		+
Botrychium lunaria Sw.						+		+
Lycopodium alpinum L.						+		
Lycopodium sp.								
Selaginella sibirica (Milde) Heiron.		+				+		+
S. pleistocenica sp. nov.						+		
Selaginella sp.								+
Dryopteris sp.						+		+
Polypodiaceae gen.								+
Indet. sporites						+		+

Определение мхов выполнено А. Л. Абрамовой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова, Ленинград).

в теплые периоды плейстоцена кардинально менялся состав растений, которыми питались крупные растительноядные млекопитающие. В составе кормов этих животных начинали доминировать растения влажных и заболоченных местообитаний — осоки, пушицы, злаки, зеленые и сфагновые мхи (рис. 5, *I* и *II*), которые по содержанию основных питательных

элементов (протеин, белки, жиры) и минеральному составу (особенно кальция, калия, фосфора) значительно отличаются от растений сухих местообитаний и лугового разнотравья (Ларин, 1958). А зеленые мхи — это массовый, но не вполне полноценный корм (Кошкина, 1961).

Содержание протеина в кормах является одним из важнейших показателей его питательной ценности (Тебеневочные пастбища. . ., 1971). Осоки и злаки, остатки которых преобладают в желудках мамонта и бизона, по своей питательной ценности и содержанию минеральных элементов почти равноценны. Осоки влажных местообитаний значительно уступают как по питательной ценности, так и по минеральному составу, в частности содержанию кальция, осокам пустынных и горных местообитаний (Ларин, 1958). Пушица влагалищная *Eriophorum vaginatum* — один из распространенных и важных весенних кормов северного оленя — содержит всего 0.33% кальция и 2.70% сырой золы, а главный корм его в зимнее время — *Cladonia alpestris* — 0.13 и 0.54% соответственно (Егоров, Куваев, 1959). Значение кальция, калия, фосфора и других элементов для крупных растительноядных животных неоспоримо. Пониженное поступление их в организм приводит к снижению рождаемости и к более частым падежам зимой.

Большую роль как для современных, так и для вымерших животных (мамонтов, шерстистых носорогов), мы полагаем, играла сезонная динамика питательных и минеральных веществ. Установлено, что в осеннезимне-весеннее время в подножных кормах происходит резкое уменьшение содержания протеина и белка (Тебеневочные пастбища. . ., 1971). Недостаток протеина при этом усугубляется резким снижением отдельных незаменимых аминокислот. В основных видах кормовых трав Верхоянского района содержание протеина зимой по сравнению с летним периодом уменьшается в зависимости от вида: у злаковых — в 3.5—6.3, а у осоковых — в 2.6—6.4 раза. В Среднеколымском районе содержание протеина и белка в растениях к зиме снижается в меньшей степени: у злаковых — в 2.4—3.5, у осоковых — в 2.4—5.2 раза. Одновременно с изменением содержания протеина происходят сезонные изменения его качественного состава. Так, суммарное содержание девяти незаменимых аминокислот (без триптофана) в исследованных кормовых травах Верхоянского и Среднеколымского р-ов летом колеблется от 19 до 37 г/кг воздушно-сухого вещества, зимою оно равно 7—11, а к весне уменьшается до 4—3. Резкое снижение протеиново-белковой ценности тебеневочных кормов отрицательно отражается на белковом обмене и продуктивности животных, и в частности лошадей.

Необходимо подчеркнуть, что содержание кальция в кормовых растениях летом чаще низкое (0.08—0.50%) и в некоторых случаях не обеспечивает потребности лошадей в нем, а зимой высокое, нередко избыточное (0.2—1.7%). Повышенное содержание кальция, вероятно, было жизненно необходимо для таких крупных животных, как мамонт, овцебык, бизон, як, шерстистый носорог и др., обладающих массивным скелетом.

Надо полагать, что в холодные интервалы плейстоцена динамика питательных и минеральных веществ, вероятно, была иной, но благоприятной для таких крупных растительноядных животных, как мамонт, требующих для своей нормальной жизнедеятельности не только большие количества кормов, но корма полноценные.

Таким образом, изменение природной среды в теплые интервалы плейстоцена в сторону улучшения экологических условий с точки зрения человека являлось неблагоприятным для мамонтов, овцебыков, яков, сайгаков и других животных, приспособленных к жизни в условиях «сухого» холода (Гарутт, 1965; Формозов, 1969; Флёров, 1978). Однако в эти теплые периоды мамонты и их спутники продолжали существовать, но они оказывались в условиях неблагоприятных, пессимальных для их жизни. Причем такие животные, как Saiga и Poephagus, приспособленные к жизни в аридных условиях (Flerov, 1978, 1979), вообще ушли

с Северо-Востока Сибири, сохранившись в голоцене лишь в аридных зонах.

Недостаток кормов и низкий качественный их состав, увеличение влажности, сильная заболоченность и большие термопросадки грунтов, высокий снежный покров приводили к тому, что в теплые интервалы плейстоцена сильно возрастала смертность животных, как летняя, так и зимняя. Вероятно, в каргинский межледниковый интервал, особенно в фазу климатического оптимума, численность животных «мамонтового» фаунистического комплекса сильно сократилась. В период сартанского похолодания, когда вновь возрастала роль травянистых сообществ, создавались более благоприятные условия для мамонтов и их спутников, но численность их к этому времени стала, вероятно, настолько малой, что в последующее — голоценовое — потепление мамонты, не сумевшие приспособиться к экологическим условиям тепловых интервалов, вымирают на всем пространстве Палеарктики и Северной Америки. Вымирает в Европе и Азии овцебык, сохранившийся лишь в Канаде, на островах Канадского архипелага и в Гренландии, где существуют климатические и ландшафтные условия, связанные с наличием или близостью ледников.

Итак, анализ растительных остатков из желудков ископаемых растительноядных млекопитающих Сибири и анализ дат их гибели позволяют сделать следующие выводы.

1. Даты гибели ныне известных хорошо сохранившихся трупов вымерших крупных растительноядных млекопитающих относятся к различным этапам каргинского межледникового интервала.

2. В этот период в Сибири существовали условия, благоприятные для захоронения таких крупных животных, как мамонты, шерстистые носороги, бизоны и др.

3. Возраставшие в периоды потеплений облесенность и заболоченность приводили к резкому сокращению пастбищ.

4. Ухудшался качественный состав кормов, что приводило к сокращению рождаемости и более частым падежам зимой.

5. В периоды потеплений возрастала как летняя, так и зимняя смертность животных, что в конечном счете привело к их вымиранию.

6. Голоценовое потепление многие животные, приспособленные к жизни в условиях «сухого» холода и обширных травянистых сообществ, пережить не смогли и вымерли или сократили свои ареалы.

7. Вымирание мамонтов и их «спутников» было вызвано комплексом причин. Но эти причины были обусловлены колебательным характером природной среды плейстоцена (Величко, 1973), чередованием холодных (ледниковых) и теплых (межледниковых) эпох, резкой сменой экологических условий, к которым эти животные не смогли приспособиться.

ЛИТЕРАТУРА

Арсланов Х. А., С. В. Чернов. 1977. Об абсолютном возрасте селериканской ископаемой лошади. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.

Белорусова Ж. М., Н. В. Ловелиус, В. В. Украинцева. 1977. Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена в районе находки селериканской лошади. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.

Величко А. А. 1973. Природный процесс в плейстоцене.

Верещагин Н. К. 1975. О мамонте с реки Шандрин. Вестн. зоологии, 2. — 1977. Описание частей трупа и скелетных остатков селериканской лошади. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.

Гарутт В. Е. 1965. Ископаемые слоны Сибири. Тр. Н.-и. инст. геологии Арктики, 143. Антропогеновый период в Арктике и субарктике.

Гарутт В. Е., К. В. Юрьев. 1966. Мумифицированные остатки дикой лошади из вечной мерзлоты бассейна р. Индигирки. Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода, 31.

Гейнц А. Е., В. Е. Гарутт. 1964. Определение абсолютного возраста ископаемых остатков мамонта и шерстистого носорога из вечной мерзлоты Сибири при помощи радиоактивного углерода. ДАН СССР, 154, 6.

Герц О. Ф. 1902. Отчеты начальника экспедиции императорской Академии наук на Березовку для раскопок трупа мамонта. Изв. имп. Акад. наук, XVI, 4.

Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР.
Егоров А. Д. 1960. Химический состав кормовых растений Якутии (лугов и пастбищ). М.
Егоров А. Д., В. Б. Куваев. 1959. О двух интересных кормовых растениях оленя на Северо-Востоке Якутии. Природа, 4.
Егорова Т. В. 1977. Карпологический анализ растительных остатков пищи селериканской ископаемой лошади. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.
Кинд Н. В. 1972. Позднечетвертичные изменения климата и оледенения на территории Старого и Нового Света (радиоуглеродная хронология). В кн.: Стратиграфия, седиментология и геология четвертичного периода. Межд. геол. конгр., XXIV сессия. Докл. сов. геологов. М.
Кошкина Т. В. 1961. Новые данные по питанию норвежского лемминга (Lemmus lemmus.) Бюлл. МОИП, отд. биол., 66 (6).
Куприянова Л. А. 1957. Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта (к вопросу о характере растительности эпохи березовского мамонта). Сб. памяти Африкана Николаевича Криштофовича, IV.
Лазарев П. А. 1977а. История находки трупа селериканской лошади и его изучения. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л. — 1977б. Новая находка скелета шерстистого носорога в Якутии. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.
Лазарев П. А., Н. Ф. Тирская. 1975. Об остатках шерстистого носорога в селе Чурапча (Центральная Якутия) и о спорово-пыльцевых спектрах вмещающих их отложений. В кн.: Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. Якутск.
Ларин И. В. 1958. О кормовой ценности осок. Докл. ВАСХНИЛ, 8.
Миддендорф А. Ф. 1861. Путешествие на север и восток Сибири, IV.
Павлова М. В. 1906а. Описание ископаемых млекопитающих, собранных Русской Полярной экспедицией в 1900—1903 гг., вып. 1. Зап. имп. Акад. наук, сер. VIII, по физ.-матем. отд., XXI, 1. — (Павлова М. В.) Marie Pavlova. 1906б. Etudes sur l'Histoire paleontologique des Ongules. IX. Selenodontes postteriaires de la Russie. Memoires de l'Academie Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg. VIII Serie. Classe physico-mathematique. Vol. XX, 1, 8 planches. — 1910. Описание ископаемых остатков млекопитающих Троицкосавско-Кяхтинского музея. Тр. Троицкосавско-Кяхт. отд. Приамурского отдела Русск. географ. общ., XIII, 1.
Попов Ю. Н. 1948. Находка ископаемых трупов млекопитающих в мерзлых слоях плейстоцена Северо-Восточной Сибири. Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода, 13.
Солоневич Н. Г., В. В. Вихирева-Василькова. 1977. Растительные остатки содержимого желудочно-кишечного тракта ископаемой селериканской лошади (Якутия). В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.
Солоневич Н. Г., Б. А. Тихомиров, В. В. Украинцева. 1977. Предварительные результаты исследования растительных остатков из желудочно-кишечного тракта шандринского мамонта (Якутия). В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.
Сукачев В. Н. 1914. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на р. Березовке Якутской области. В кн.: Научные результаты экспедиции, снаряженной Академией наук для раскопки мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 году, 3. СПб.
Тебеневочные пастбища и кормовые растения табунного коневодства северо-восточных районов Якутской АССР. 1971. Якутск.
Тихомиров Б. А. 1958. О природных условиях и растительности эпохи мамонта на севере Сибири. «Проблемы севера», вып. 1, биология. АН СССР, Комиссия по проблемам Севера Совета по изучению производительных сил.
Тихомиров Б. А., В. В. Культина (Украинцева). 1973. Исследование пыльцы и спор из желудка селериканской ископаемой лошади. ДАН СССР, 209, 6.
Украинцева В. В. 1977. Реконструкция флоры и растительности времени жизни и гибели селериканской ископаемой лошади по палинологическим данным. В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.
Украинцева В. В., К. К. Флёров, Н. Г. Солоневич. 1978. Ботанический анализ растительных остатков из желудочно-кишечного тракта бизона, найденного в Якутии. Бот. ж., 63, 7.
(Флёров К. К.) Flerov C. C. 1931. Trunk of mammouth (Elephas primigenius Blum.) found in the Kolyma District (Siberia). Изв. АН СССР, сер. 7. — 1965. О происхождении фауны Канады в связи с историей Берингии. В кн.: Четвертичный период и его история. М. — 1970. Млекопитающие и природная среда плейстоцена. Природа, 11. — 1978. Бизоны Северо-Востока Сибири. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене в СССР. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 73. — 1979. Geographische Verbreitung des Poephagus. Quartärpaläontologie, III. Weimar.

Формозов А. Н. 1969. О фауне палеолитических стоянок европейской части СССР. В кн.: Природа и развитие первобытного общества на территории европейской части СССР. М.
Черский И. Д. 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих, собранных новосибирской экспедицией. Прилож. 1 к т. 65 Зап. Акад. наук, СПб.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 VI 1978.

SUMMARY

The paper presents the results of study of plant remains from gastroenteral tracts of large herbivorous mammals of Siberia — horse, mammoth, bison — which perished, according to C^{14} data, during different periods of Karginsk interglacial interval in the Indigirka river basin. The increase of sylvification and paludification during warm pleistocene intervals led to sharp reduction of herbaceous plant communities, and, consequently, to reduction of fodder base of large herbivorous mammals and to radical alterations in the qualitative composition of their food. This was vitally important for these animals and became one of the main reasons first for sharp reduction of the population some mammales (Mammouth, Wolly rinouros) during warm intervals of pleistocene, and after their final extinction. While another reduce their areas — Bison, Poëphagus, Oribos, Saiga.

УДК 539.22 : 581.174 : 581.45

Т. К. Горышина

О НЕКОТОРЫХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИКАХ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ЛИСТА У РАСТЕНИЙ ЛЕСОСТЕПНОЙ ДУБРАВЫ

I. ОСОБЕННОСТИ ПЛАСТИДНОГО АППАРАТА У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЯРУСОВ

T. K. GORYSHINA. SOME STRUCTURAL AND FUNCTIONAL FEATURES OF LEAF ASSIMILATORY APPARATUS IN PLANTS OF THE FOREST-STEPPE OAKWOOD I. LEAF PLASTID APPARATUS IN PLANTS OF VARIOUS FOREST LAYERS

Исследованы показатели мезоструктуры листа и содержание хлорофилла в 5 биогеогоризонтах (БГГ) — верхней, средней и нижней частях древесных крон, подлеске и подросте, травяном покрове — у 19 видов растений в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле». По вертикальному профилю леса сверху вниз, по мере снижения прихода солнечной радиации, увеличиваются размеры хлоропластов и содержание в них хлорофилла, уменьшается отношение числа хлоропластов в клетке к ее объему, существенно снижаются число и суммарная поверхность хлоропластов в 1 см^2 листа. Исследованные показатели сходны в затененных БГГ у растений разных видов и жизненных форм, но различны в неодинаково освещенных частях одной и той же кроны. Функциональная активность единичного хлоропласта, рассчитанная по интенсивности потенциального фотосинтеза при насыщающей освещенности, снижается от верхних БГГ к нижним. Структурная и функциональная неравноценность единицы листовой поверхности в разных БГГ должна учитываться при исследовании и моделировании продукционной деятельности лесных ценозов.

В исследованиях структурных и физиологических адаптаций фотосинтетического аппарата растений к условиям освещенности наряду с экспериментами в контролируемых условиях перспективен и другой путь — использование разнообразия световых условий в различных природных местообитаниях. Весьма информативный в этом отношении материал дают исследования лесных растений. Сложное ярусное строение лесных ценозов обусловливает пространственную (прежде всего вертикальную) неоднородность световых условий в лесу. В листопадных лесах к ней добавляется и ярко выраженная сезонная динамика освещенности под пологом леса. В связи с этим большой интерес представляет сравнительная характеристика ассимиляционного аппарата у лесных растений разных ярусов и сезонных групп.

В работе, выполненной в 1973—1976 гг. в Лаборатории экологии растений Биологического НИИ Ленинградского государственного университета, исследовался пластидный аппарат листьев у 19 основных видов растений в дубраве «Лес на Ворскле» (южная лесостепь, Белгородская обл.). Объектами были: древесные породы (модельные деревья 100—150-летнего возраста и подрост) — дуб *Quercus robur* L., клен *Acer platanoides* L., липа *Tilia cordata* Mill., ильм *Ulmus scabra* L.; кустарники — бересклеты европейский *Euonymus europaea* L. и бородавчатый *E. verrucosa* Scop., боярышник *Crataegus curvisepala* Lindm., терн *Prunus spinosa* L.; травянистые растения — ранневесенние эфемероиды (пролеска

Scilla sibirica Andrews, хохлатка *Corydalis halleri* Willd., чистяк *Ficaria verna* Huds.) и летневегетирующие виды (в дальнейшем называемые «летними») — сныть *Aegopodium podagraria* L., медуница *Pulmonaria obscura* Dumort., копытень *Asarum europaeum* L., ясменник пахучий *Asperula odorata* L., чистец лесной *Stachys sylvatica* L., колокольчик крапиволистный *Campanula trachelium.* L., звездчатка ланцетовидная *Stellaria holostea* L., луговой чай *Lysimachia nummularia* L. Материал собирали в заповедных участках 300-летней дубравы (ассоциация липо-дубняк снытевый), подробно изученных и описанных ранее в связи с работами по Международной Биологической Программе (Нешатаев и др., 1974).

На свежих срезах листьев, препаратах и микрофотографиях мацерированных тканей определяли размеры хлоропластов и подсчитывали их число в клетках палисадной и губчатой тканей, а также число клеток в 1 см^2 листа. В высечках из листьев спектрофотометрическим методом определяли содержание хлорофилла. На основании этих исходных данных рассчитывали суммарные показатели пластидного аппарата клетки и листа, а также количество хлорофилла в одном хлоропласте. Более подробно описание методик, заимствованных нами из работ Т. Н. Годнева с сотрудниками (Годнев, Судник, 1956, и др.), А. Т. Мокроносова с сотрудниками (Мокроносов, Багаутдинова, 1974), Посингхэма и Заурера (Possingham, Saurer, 1969), даны нами ранее (Горышина и др., 1975). Интенсивность солнечной радиации (интегральной и ФАР) измерялась климатологом А. И. Караушевой на градиентной вышке над пологом леса и на разных высотах внутри насаждения. Для расчетов фотосинтетической активности хлоропластов и сопоставления наблюдаемого фотосинтеза в разных пространственных и сезонных экологических нишах использовали данные из предыдущих работ, выполненных в «Лесу на Ворскле» (Митина, 1969; Горышина, 1975). В работе принимали участие Е. Г. Пружина, Л. Н. Заботина, Т. В. Мазинг, студенты З. А. Чеснейшая, А. К. Фролов, Фам Суан Тхак, Л. П. Сухубаевская.

Соответственно изменениям освещенности в дубовом лесу особенности фотосинтетического аппарата растений сравнивались в двух планах: 1) по вертикальному профилю леса, от верхних частей крон до травяного покрова (в середине лета); 2) для травянистых видов — в сезонной динамике, по мере нарастания затенения под пологом леса и смены разных по светолюбию феноритмотипов в травяном покрове. Такое сравнение, может быть и не вполне корректное в плане физиологическом (поскольку сравниваются разные виды и жизненные формы), весьма интересно с точки зрения анализа лесного ценоза как фотосинтезирующей системы. Оно дает возможность представить разнообразие и закономерности пространственного и временно́го распределения тех структурных элементов, на основе которых осуществляется продукционная деятельность лесных растений.

В настоящей статье приводится сравнительная характеристика пластидного аппарата листа по вертикальному профилю дубравы, включающему пять биогеогоризонтов (в смысле Бялловича, 1960): верхние, средние и нижние части древесных крон I яруса, подлесок и подрост, травяной покров (рис. 1). Материалы по отдельным компонентам этого профиля подробно описаны ранее (Горышина и др., 1975, 1979; Чеснейшая, 1975; Пружина, 1978; Фролов, 1978); в них дана общая картина на основании сводки всех полученных данных. Она относится к тенево́й фазе в сезонном развитии дубового леса (начало—середина июля).

Как видно из рис. 1, приход солнечной радиации, составляющей в середине лета в полуденные часы ясных дней над кронами 1.3 кал/см^2·мин, быстро убывает в глубь по вертикальному профилю леса. Соответственно в листьях от вершин крон к травяному покрову нарастают черты теневой структуры, наблюдаются уменьшение толщины листовой пластинки, увеличение размеров листа и его клеток и межклетников, резкое сокращение длины палисадных клеток и изменение их формы — от типично палисадной (узкой и длинной) до воронкообразной и округлой.

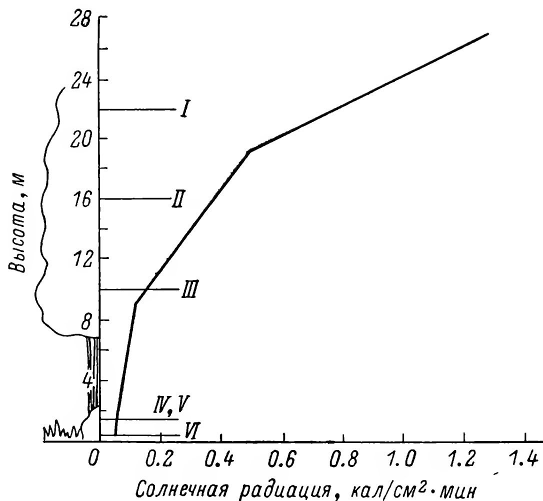


Рис. 1. Схема вертикального профиля дубового леса и изменения по нему прихода солнечной радиации.

Уровни, с которых брались листья для исследования: *I*, *II*, *III* — древесные кроны (верхняя, средняя и нижняя части); *IV* — подрост древесных пород; *V* — кустарники; *VI* — травяной покров.
Кривая показывает вертикальное распределение прихода солнечной радиации на горизонтальную поверхность в безоблачный полдень в начале июля. Здесь и на рис. 3—7 на *оси ординат* слева схематично показаны травяной покров, кустарник, ствол и крона деревьев.

Значительно снижаются густота жилкования листьев и число устьиц на 1 $см^2$ листа, увеличиваются размеры устьиц (Горышина и др., 1961, 1974; Фам Суан Тхак, 1973). Аналогичные изменения устьичного аппарата по вертикальному профилю отмечены и в других лиственных лесах (Eliáš, Huzulak, 1975; Eliáš, Kozinka, 1976).

В изменении пластидного аппарата листа от верхних ярусов леса к нижним также наблюдаются определенные закономерности. По мере нарастания затенения сверху вниз увеличиваются размеры хлоропластов (рис. 2). Это явление у дуба и ильма заметно уже в пределах одной кроны и хорошо выражено у всех древесных пород при сравнении листьев взрослых деревьев (особенно верхних, хорошо освещенных ветвей — рис. 2, *I*) и подроста тех же видов, растущего в глубоком затенении (рис. 2, *IV*). Наиболее крупными размерами хлоропластов отличаются травянистые летние теневыносливые виды (рис. 2, *VI*). В крайних вариантах по вертикальному профилю линейные размеры хлоропластов различаются более чем в два раза: так, у верхних листьев дуба средняя длина хлоропласта 3.4, ширина 2.8 мкм, а у чистеца лесного — соответственно 7.6 и 6.7 мкм. Однако иная картина наблюдается у кустарников, обитающих в тех же световых условиях, что и древесный подрост, — хлоропласты у них сравнительно невелики (рис. 2, *V*).

Хлоропласты у растений разных ярусов леса различаются и по содержанию хлорофилла. На рис. 3, *А* хорошо видно увеличение количества хлорофилла в одном хлоропласте от верхних биогеогоризонтов к нижним с нарастанием затенения. Отчасти это объясняется различной величиной самих пластид (естественно, в крупном хлоропласте хлорофилла больше, чем в мелком), поэтому мы попытались сравнить содержание хлорофилла, приведенное к одному и тому же для всех видов и частей крон объему «модельного хлоропласта» (30 $мкм^3$, что соответствует среднему объему хлоропласта в летних листьях сныти). Иными словами, сравнивалась объемная концентрация хлорофилла. И в этом случае (рис. 3, *Б*) общая закономерность сохраняется, хотя точки, соответствующие отдельным видам, распределяются несколько иначе, чем на рис. 3, *А*. Так, очень высокой оказалась концентрация хлорофилла у бересклета европейского (рис. 3, *Б*, *5*), у которого относительно мелкие хлоропласты содержат много хлорофилла, и, напротив, довольно умеренна его концентрация в крупных хлоропластах норичника (рис. 3, *Б*, *12*).

Для характеристики ассимиляционной способности листьев в разных ярусах леса нужно знать не только параметры единичных хлоропластов, но и степень оснащенности листа этими основными фотосинтетическими структурами, т. е. количественные показатели всей пластидной системы листа, или мезоструктуры его ассимиляционного аппарата.

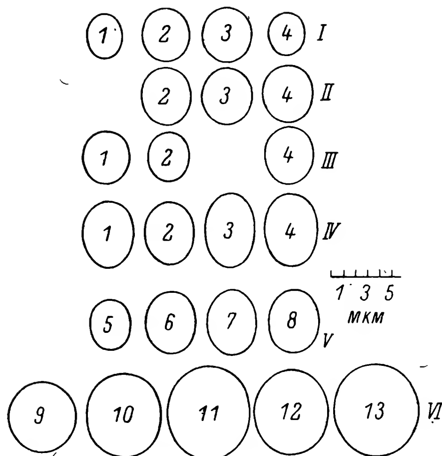


Рис. 2. Величина хлоропластов в палисадной ткани листьев у растений разных ярусов дубового леса.

I—VI — то же, что на рис. 1. Древесные кроны и подрост: *1* — *Quercus robur*, *2* — *Acer platanoides*, *3* — *Tilia cordata*, *4* — *Ulmus scabra*; кустарники: *5* — *Euonymus europaea*, *6* — *E. verrucosa*, *7* — *Crataegus curvisepala*, *8* — *Prunus spinosa*; травы: *9* — *Aegopodium podagraria* (летние листья), *10* — *Pulmonaria obscura* (летние листья); *11* — *Asarum europaeum*, *12* — *Scrophularia nodosa*, *13* — *Stachys sylvatica*.

Один из таких показателей — среднее число хлоропластов в одной клетке. Как видно из рис. 4, *А*, *I—IV*, на примере клеток палисадной ткани в листьях древесных пород число хлоропластов у одного и того же вида в дубраве уменьшается в направлении от верхних частей крон к подросту. Особенно это заметно у ильма (32.5 хлоропласта в палисадной клетке верхних листьев, 18.0 — у подроста). Но если продолжить это сравнение по всему профилю, включив сюда кустарники и травянистые виды, то оказывается, что цифры для нижних ярусов очень разнообразны (рис. 4, *А*, *IV—VI*). Они отчасти отражают видовые особенности, отчасти же связаны с теневой структурой листа на тканевом уровне и прежде всего — с величиной клеток (например, неудивительно, что огромные — объемом в 22 000 мкм³ — палисадные клетки копытня содержат больше хлоропластов, чем палисадные клетки верхних листьев дуба, имеющие средний объем 2400 мкм³). Поэтому гораздо более информативным является сравнение по такому выровненному показателю, как число хлоропластов в одинаковом для всех видов объеме палисадной клетки, или что то же самое в «модельной» палисадной клетке определенного объема (в нашем примере — 10^4 мкм³). Как видно из рис. 4, *Б*, такое сопоставление позволяет выявить для растений нижних ярусов — включая и подрост, и травы, и кустарники — очень малую «частичную концентрацию» хлоропластов (если использовать для хлоропластов как частиц

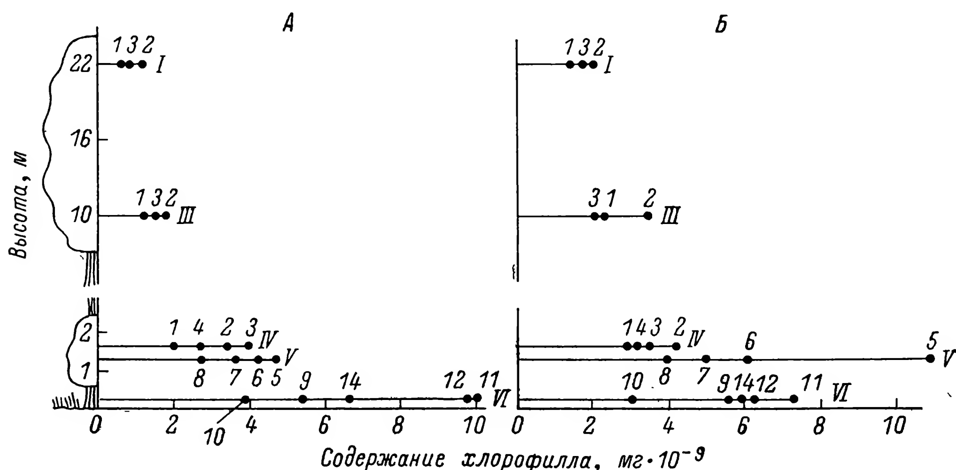


Рис. 3. Содержание хлорофилла в единичном хлоропласте.

А — в реальном хлоропласте (разного объема у разных видов), *Б* — в «модельном» хлоропласте с одинаковым объемом (V=30 мкм³).
14 — *Asperula odorata*.
Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

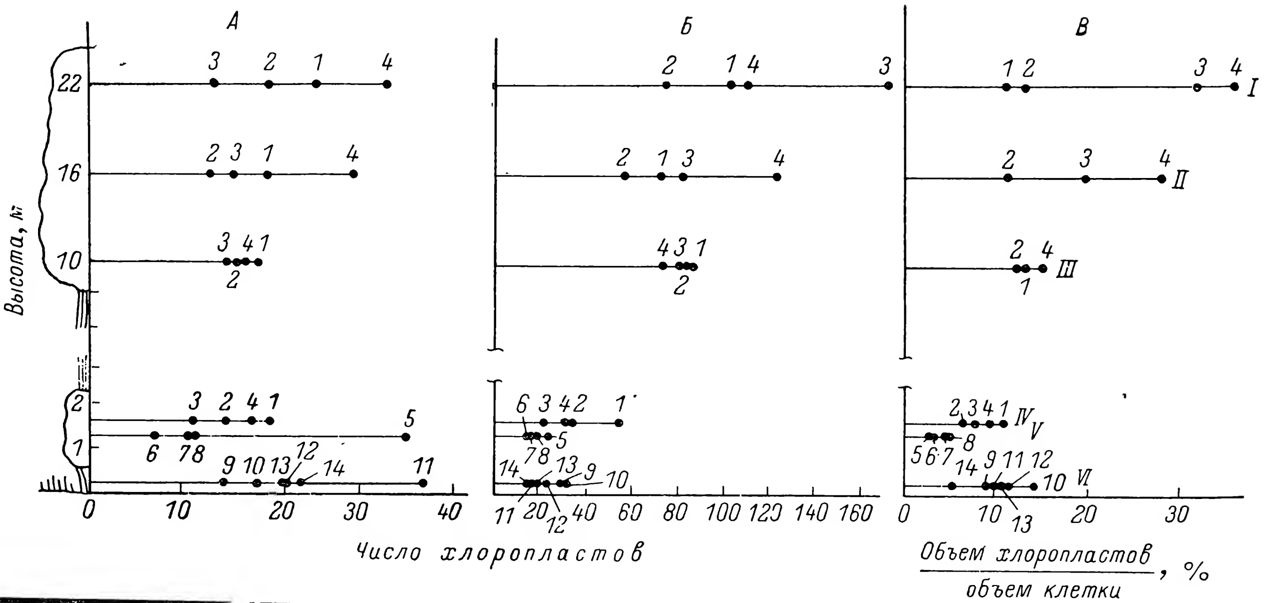


Рис. 4. Число и относительный объем хлоропластов в одной клетке.

Число хлоропластов: *А* — в реальной клетке, *Б* — в «модельной» клетке объемом 10^4 мкм³, *В* — отношение объема всех хлоропластов клетки к ее общему объему (в %).
Остальные обозначения, как на рис. 1—3.

термин из коллоидной химии). Она в 5—10 раз меньше, чем в листьях верхних частей крон деревьев. Примечательно также то, что точки, относящиеся к разным видам, образуют на рис. 4, *Б*, *IV—VI* очень компактную группу.

Уменьшение густоты хлоропластов в клетках дубравных растений по профилю леса сверху вниз отражается и в снижении относительного объема всех хлоропластов клетки (рис. 4, *В*). Так, у верхних листьев липы или ильма хлоропласты занимают 31.4 и 35.2% палисадной клетки, а у травянистых видов — всего 5—13%. У других древесных пород — дуба и клена — соотношение объема хлоропластов и клетки примерно одинаково в листьях всех частей кроны и близко к соответствующему показателю для растений нижних ярусов.

Закономерности изменения одной из основных количественных характеристик пластидного аппарата листа — суммарного числа хлоропластов в 1 см^2 листовой пластинки (или их «поверхностной плотности») — хорошо прослеживаются по вертикальному профилю леса (рис. 5, *А*). Если в верхних частях крон листья густо наполнены пластидами (до 70—90 млн/см^2), то в нижних листьях деревьев их количество снижается до 20—40, в подросте — до 10—17 млн. Особенно же низок этот показатель в листьях теневыносливых травянистых видов, где на его величине отражается и малая густота хлоропластов в клетке, и рыхлое сложение мезофилла в листьях теневой структуры, и тонкая пластинка листа. Так, у летних листьев сныти 1 см^2 содержит 7 млн хлоропластов, у копытня — 5, у ясменника 4.1. Соответственно от верхних ярусов к нижним в несколько раз снижается и показатель внутренней фотоактивной поверхности листа — суммарная поверхность хлоропластов, приходящаяся на 1 см^2 листовой пластинки (рис. 5, *Б*). Правда, это снижение не совсем одинаково с изменением их числа на 1 см^2, поскольку, как было показано выше, размеры (а значит и поверхность) хлоропластов различны в разных ярусах леса.

Приведенные данные показывают, что внутренняя структура ассимиляционного аппарата очень различается в разных биогеогоризонтах лесного ценоза. Изменения ее отдельных показателей по вертикальному профилю носят закономерный характер: степень дисперсности пластидного аппарата листа уменьшается от верхних, наиболее освещенных биогеогоризонтов к нижним, затененным. Обращает на себя внимание тесная корреляция отдельных показателей с ослаблением освещенности, которая по одним признакам (густота хлоропластов в клетке, число и суммарная поверхность хлоропластов в единице площади листа) проявляется как прямая зависимость, а по другим (размеры хлоропласта концентрация в нем хлорофилла) — как обратная.

Нет сомнения в том, что в формировании световой или теневой структуры листа (в том числе и особенностей пластидного аппарата) участвуют и другие факторы: температурный режим, весьма различный по вертикальному профилю дубравы (Ларенцева, 1972; Караушева, 1975), различная водообеспеченность растений и др. В частности, напомним, что увеличение ксероморфных черт в структуре листа верхних частей крон В. Р. Заленский (1904) был склонен приписывать трудностям, связанным с поступлением воды по проводящей системе на большую высоту. Однако, как нами было показано в другой работе (Горышина и др., 1974), увеличение ксероморфоза листьев в пределах одной кроны наблюдается не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлениях, если освещенность кроны резко неравномерна (у деревьев на опушке, обращенных одной стороной кроны к лесу, другой к поляне); в этом случае доводы о влиянии высоты на водоснабжение снимаются. Очевидно, именно световому режиму следует приписать определяющую роль в формировании ассимиляционных структур дубравных растений. По отношению к мезоструктуре это хорошо видно из сопоставления рис. 2—5 с рис 1.

Из приведенных данных следует, что основные количественные характеристики пластидного аппарата листа — это отнюдь не видовой

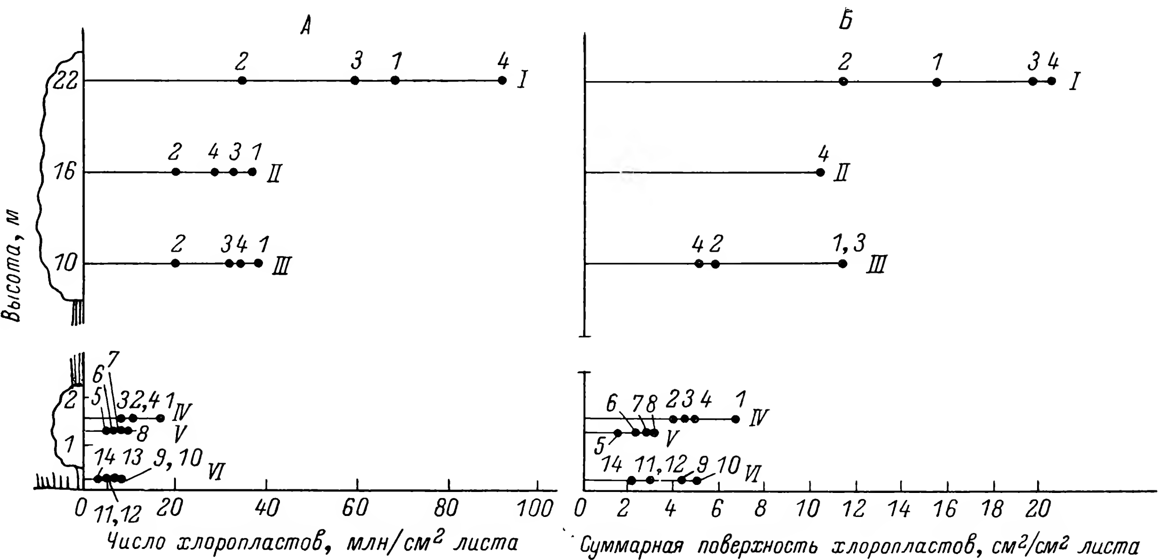


Рис. 5. Некоторые количественные характеристики пластидного аппарата листа дубравных растений.

А — число хлоропластов в 1 см² листа (в млн), *Б* — суммарная поверхность хлоропластов в 1 см² листа (в см²). Остальные обозначения, как на рис. 1—3.

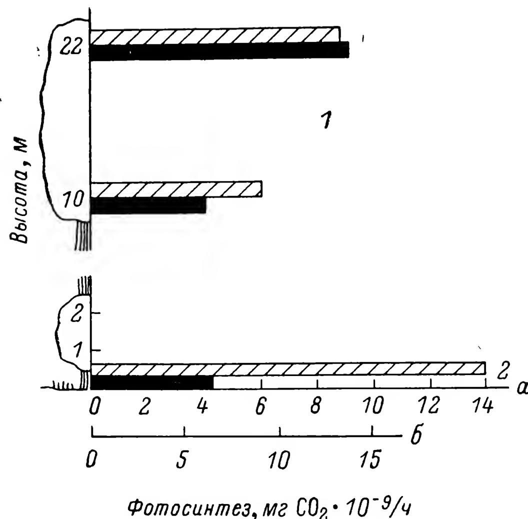


Рис. 6. Функциональная активность единичного хлоропласта у некоторых дубравных растений.

1 — *Quercus robur*, верхняя и нижняя части кроны, *2* — *Aegopodium podagraria* (летние листья). *По оси абсцисс* — интенсивность потенциального фотосинтеза при насыщающем освещении в расчете: *а* — на один реальный хлоропласт, *б* — на один «модельный» хлоропласт объемом 30 мкм³.

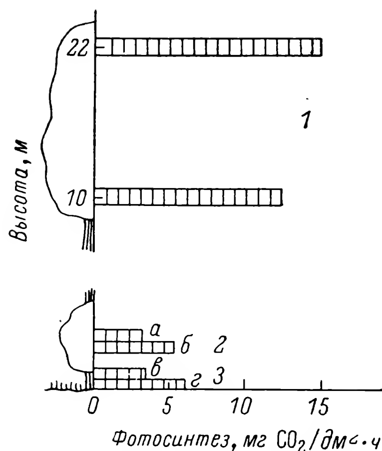


Рис. 7. Максимальные величины наблюдаемого фотосинтеза в естественных условиях по вертикальному профилю дубового леса в середине лета.

1 — *Quercus robur*, верхняя и нижняя части кроны; *2* — кустарники и подрост: диапазон величин от *а* (*Euonymus verrucosa*) до *б* (*Tilia cordata*); *3* — травы: диапазон величин от *в* до *г* (*Festuca gigantea*).

признак, хотя в литературе их иногда приписывают виду в целом. В этом смысле примечательны их изменчивость в разных этажах кроны одного и того же дерева, хорошо выраженная у всех четырех изученных древесных пород, а также их различие у взрослых деревьев и подроста одного и того же вида. В последнем случае, очевидно, сказываются не только возрастные особенности, но главным образом — различие световых условий. Вместе с тем обращает на себя внимание большое сходство характеристик мезоструктуры ассимиляционного аппарата листа у разных видов и жизненных форм растений в пределах одного БГГ дубравы. Особенно это относится к сильно затененным экологическим нишам. На рис. 4—5 хорошо видно, что группировка точек в целом образует фигуру слегка раскрытого веера, другими словами, видовое разнообразие параметров пластидного аппарата проявляется лишь в отсутствие затенения в верхних частях крон. Чем ниже (т. е. чем глубже тень), тем более компактно располагаются точки, отражая близкое сходство величин (например, числа хлоропластов в 1 см² листа) у разных видов подроста, кустарников и трав.

Существенным дополнением количественных параметров пластидного аппарата листа должна служить характеристика функциональной активности хлоропластов. Равноценны ли по «работоспособности» хлоропласты листьев в разных БГГ леса? Прямой ответ на этот вопрос трудно получить из-за методических трудностей. Мы попытались сравнить один из косвенных показателей фотосинтетической активности — рассчитанную на один хлоропласт интенсивность потенциального фотосинтеза, определенного радиометрическим методом при насыщающей освещенности (на плато световой кривой фотосинтеза). Как показывает рис. 6, *а*, количество CO_2, поглощаемой в час в расчете на хлоропласт, по профилю леса неодинаково, причем в травяном покрове значительно больше, чем в древесном ярусе. Однако и в этом случае, как и при оценке содержания хлорофилла, не следует забывать о больших размерах хлоропласта травянистых растений по сравнению с древесными породами. Если привести интенсивность фотосинтеза к одинаковому объему модельного хло-

ропласта (V=30 мкм³), то этот показатель оказывается сходным у разных видов в затененных БГГ (травяном покрове и нижней части крон) и примерно в 2 раза больше в верхних частях крон (рис. 6, *б*). В литературе есть указания, что фотохимическая активность хлоропластов, определяемая по реакции Хилла, значительно ниже у листьев из затененных частей кроны по сравнению с освещенными (Miszalski, Wieckowski, 1977).

Таким образом, листовой аппарат разных ярусов лесного ценоза различен не только в структурном, но и в функциональном отношениях. Это обстоятельство, очевидно, не в меньшей степени, чем влияние микроклиматических факторов, отражается на реальных величинах фотосинтеза лесных растений в природных условиях. Иными словами, можно полагать, что резкие различия в интенсивности фотосинтеза по вертикальному профилю леса (рис. 7) обусловлены не только различием освещенности, температуры, содержания CO_2, но и различной оснащенностью листового аппарата фотосинтезирующими элементами и их различной работоспособностью.

Все приведенные данные показывают четкое вертикальное зонирование структурно-функциональных характеристик ассимиляционного аппарата в дубовом лесу соответственно зонированию прихода солнечной радиации.

Неоднородность внутренней структуры листа в разных ярусах лесного ценоза нельзя упускать из вида при оценке фотосинтетического аппарата на ценотическом уровне. В исследованиях и моделировании растительных сообществ как продукционных систем их листовой аппарат рассматривается в целом как однородный структурный элемент и характеризуется такими общими показателями, как масса листьев, общая величина листовой поверхности, листовой индекс, коэффициент заполнения пространства и т. д. Между тем, как показывают материалы настоящей работы, за одним и тем же количественным показателем (например, 1 м² листвы) в разных биогеогоризонтах ценоза скрыта совершенно различная «производственная мощность». Поэтому особенности внутренней структуры ассимиляционного аппарата и закономерности их пространственного распределения заслуживают учета и исследования в качестве дополнительных показателей функциональной структуры ценоза как продукционной системы. Они должны найти свое место в математическом моделировании продукционной деятельности растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Бяллович Ю. П. 1960. Биогеоценотические горизонты. В кн.: Сборник работ по геоботанике, ботан. географии, систематике растений и палеогеографии. Л.
Годнев Т. Н., Н. С. Судник. 1956. О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима. Физиол. раст., 3, 4.
Горышина Т. К. 1975. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.
Горышина Т. К., Л. Н. Заботина, Е. Г. Пружина. 1975. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5. — 1979. Особенности ассимиляционных тканей и пластидного аппарата листа в разных частях кроны у некоторых древесных пород в лесостепной дубраве. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3.
Горышина Т. К., Л. П. Сухубаевская, Фам Суан Тхак. 1974. О структурных и физиологических особенностях ассимиляционного аппарата лесных растений в разных ярусах дубового леса и на его опушках. В кн.: Проблемы физиологии и биохимии лесных растений. Красноярск.
Горышина Т. К., Ти Чан-цзинь, Хань Де-цун. 1961. Опыт сравнительной характеристики некоторых показателей водного режима и строения листа в разных ярусах дубового леса. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15.
Заленский В. Р. 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Киев.
Караушева А. И. 1975. Тепловой баланс высокоствольной дубравы при аномальных условиях погоды. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 2.
Ларенцева С. И. 1972. О радиационном и тепловом балансе лесостепной дубравы. Вестн. ЛГУ, сер. геогр., 4.
Митина М. Б. 1969. Об ассимиляционной деятельности доминантов сезонных синузий в снытевой дубраве лесостепной зоны. В кн.: Механизмы взаимодействий растений в биогеоценозах тайги. Л.

Мокроносов А. Т., Р. И. Багаутдинова. **1974**. Динамика хлоропластов в листьях картофеля. Физиол. раст., 21, 6.
Нешатаев Ю. Н., В. Г. Плавников, С. И. Самиляк, Л. С. Счастная, И. А. Терешенкова. 1974. Лесостепная дубрава «Лес на Ворскле» (характеристика растительности и почв основных типов леса). В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Уч. зап. ЛГУ, 367, сер. биол. наук, 53.
Пружина Е. Г. **1978**. Пластидный аппарат некоторых травянистых летневегетирующих видов лесостепной дубравы. В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Тр. Петергофск. биол. инст. ЛГУ, 27.
Фам Суан Тхак. **1973**. Сравнительная физиологическая и анатомическая характеристика листьев в разных ярусах дубового леса. В кн.: Механизмы биол. процессов. (Мат. III конфер. молодых специалистов ЛГУ).
Фролов А. К. **1978**. Ассимиляционный аппарат кустарников под пологом лесостепной дубравы. В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Тр. Петергофск. биол. инст. ЛГУ, 27.
Чеснейшая З. А. **1975**. Исследование ассимиляционного аппарата лесного подроста в связи с условиями освещенности под пологом леса. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.
Eliaš P., J. Huzulak. **1975**. The density of stomata in the crown of *Acer campestre* L. Acta musei Silesiae, ser. dendrologia, 24.
Eliaš P., V. Kozinka. **1976**. Stomata in the leaves of *Asperula odorata* L. and *Pulmonaria officinalis* L. subsp. *maculosa* (Hayne) Gams. Biologia (Bratislava), 31, 1.
Miszalski Z., S. Wieckowski. **1977**. Photochemical activities of chloroplasts isolated from leaves of various zones of beech wood. Bull. Acad. pol. sci., Sér. sci. biol., 25, 3.
Possingham J. V., W. Saurer. **1969**. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. Planta, 86, 2.

Ленинградский государственный университет.

Получено 28 IV 1978.

SUMMARY

Leaf chloroplasts and chlorophyll content were studied in the forest-steppe oakwood «Les na Vorskle», in a model vertical forest profile including tree crowns(upper, middle and lower parts), tree undergrowth, bushes and herbs. In the profile downwards chloroplast size and chlorophyll content per chloroplast increase; plastid number per unit of cell volume decreases; their number and total surface per 1 cm² of leaf diminish significantly. The studied indices are similar in plants of various species and life forms growing in shaded layers but differ in various parts of the same crown. Photosynthetical activity per chloroplast is higher in the upper layers of the forest foliage than in the lower ones. Inner difference of leaf surface in various forest layers must be considered in models of production activity of forest coenoses.

УДК 581.55

В. И. Василевич

ПОЧЕМУ СУЩЕСТВУЮТ МНОГОВИДОВЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

V. I. VASILEVICH. WHY ARE THERE PLANT COMMUNITIES OF MANY SPECIES?

Во многовидовых растительных сообществах полнота использования ресурсов среды не увеличивается, так как экологические ниши видов растений дифференцированы весьма слабо. Высокое видовое разнообразие не определяет их высокой продуктивности и устойчивости. Существование таких сообществ противоречит принципу конкурентного исключения. Высокое видовое богатство растительных сообществ можно объяснить тем, что в процессе эволюции возникло много экологически равноценных видов, которые сосуществуют в одном сообществе благодаря тому, что процесс конкурентного исключения за счет неподвижности растений идет довольно медленно, а колебания условий среды дают преимущества то одному, то другому виду.

Нередко на пробной площади размерами 100—400 м², заложенной в однородных условиях среды, в пределах одного фитоценоза, насчитывается несколько десятков видов растений, не считая грибов и водорослей. Широко известно огромное флористическое богатство сообществ луговой степи, обнаруженное В. В. Алехиным (1938), где на 1 м² встречается свыше 50 видов высших растений. По нашим данным, в тундрах западного Таймыра на трансекте длиной 10 и шириной 0.5 м произрастает до 70 видов, включая мхи, печеночники и лишайники. В сообществах пойменных лугов севера лесной зоны европейской части СССР в бассейне р. Усы на площади в 16 м² насчитывается до 59 видов а в дернистоосочнике на площади 64 м² — 78 видов. В южнотаежных лесах Ленинградской обл. на пробной площади в 400 м² можно встретить до 62 видов. Наиболее велико видовое богатство в тропических лесах. В северной Австралии на 18 пробных площадях по 0.1 га было зарегистрировано 818 видов растений (Webb et al., 1967).

Рассматривая вопрос о флористическом богатстве сообществ, А. П. Шенников (1964) пишет, что степень флористической насыщенности говорит о полноте использования среды сообществом. Так считают многие. Но это правило верно лишь со многими оговорками. Полнота использования среды увеличивается лишь тогда, когда каждый вид занимает особую экологическую нишу, т. е. использует какие-то ресурсы среды, недоступные для других видов. Т. А. Работнов (1974) прямо пишет, что простые фитоценозы могут использовать надземную среду не менее полно, а возможно, и полнее, чем фитоценозы сложного состава.

Трудно предположить, что каждый из видов многовидового растительного сообщества занимает в нем особую экологическую нишу, достаточно отличающуюся от экологических ниш всех других видов. Экологическая ниша определяет позиции вида в пределах конкретного сообщества и включает в себя весь набор факторов, которые контролируют наличие и обилие вида в сообществе (Udvardu, 1959; Whittaker, 1972). Р. Виттекер (Whittaker, 1975) в качестве примеров различий в экологических нишах растений приводит только различия в высоте (ярусность) и в сезонной

ритмике (временные синузии), но этих факторов явно недостаточно, чтобы расчленить экологические ниши всех видов. В качестве критерия, по которому различаются экологические ниши растений, приводят также особенности и интенсивность использования среды (Whittaker, 1972; Работнов, 1973). Р. Виттекер пишет, что одни растения в сообществе могут получать воду с больших глубин (фреатофиты), а другие перехватывают осадки поверхностной корневой системой (омброфиты). Т. А. Работнов (1974) отмечает, что ярким классическим примером этого служат ковыль и чий (или тростник), но на многих типах лугов распространены исключительно омброфиты.

Различная интенсивность использования среды не может привести к дифференциации экологических ниш, так как в общем все растения нуждаются в одних и тех же ресурсах среды и неизбежно вступают в конкуренцию за них. Экологические ниши автотрофных высших растений дифференцированы весьма слабо (Василевич, 1975).

Специальных исследований, посвященных дифференциации экологических ниш у растений, очень мало. Б. Хейнрич (Heinrich, 1976) изучал распределение времени цветения у видов коренных и производных сообществ и нашел, что в первых имеется бо́льшая взаимозависимость видов по времени цветения. Последовательное короткое цветение видов уменьшает конкуренцию за опылителей. Д. Пэрриш и Ф. Бэзес (Parrish, Bazzaz, 1976) изучали сообщества залежей по двум параметрам экологической ниши: времени роста и активности корней и распределению их по горизонтам почвы. Они нашли, что все сравниваемые пары видов сходны более чем на 50% в использовании пространства. Пики роста корней разделены во времени, но не у всех видов. Вычисленное ими перекрывание экологических ниш у видов дрозофилы, по данным Пьенка, оказалось гораздо меньше, что подтверждает высказанное нами положение о значительно меньшей дифференциации экологических ниш у растений.

Неоднократно высказывалась точка зрения, что высокое видовое разнообразие растительных сообществ определяет их высокую продуктивность и устойчивость (Margalef, 1968; Singh, Misra, 1969; Risser, Rice, 1971), причем под видовым разнообразием принято понимать не только число видов, но и выравненность их обилия (equitability, evenness). Однако за последние годы накоплено большое число фактов, свидетельствующих о том, что не существует тесной связи между этими показателями (Pianka, 1966; Hairston et al., 1968; Whittaker, 1969, 1972; Reiners et al., 1971; Buzas, 1972; Гиляров, Горелова, 1974; Goodman, 1975).

Устойчивость многовидовых растительных сообществ объясняют обычно тем, что при колебаниях условий внешней среды в одни годы могут успешно развиваться одни виды, а в другие годы — другие (флюктуационная изменчивость), благодаря чему и обеспечивается постоянство продуктивности. Но это далеко не единственный путь адаптации сообществ к изменяющимся условиям среды. Часто высокая устойчивость сообщества определяется высокой толерантностью составляющих его видов, их способностью успешно продуцировать в широком диапазоне условий среды. Одновидовые сообщества *Phragmites australis* значительно стабильнее, чем многовидовые сообщества залежей. Сообщества ассоциации Scheuchzeria palustris—Sphagnum majus могут существовать в мочажинах олиготрофного болота сотни и тысячи лет, что и подтверждается стратиграфией торфяной залежи, хотя число видов в этих сообществах обычно не превышает 3—4. Правда, нужно отметить, что до сих пор не выработано достаточно хороших критериев стабильности сообществ, по которым можно было бы проводить объективные количественные сравнения.

Модели зависимости стабильности от видового разнообразия обычно строились при неявном предположении, что все виды одинаково устойчивы (Kerner, 1974), но, принимая во внимание их разную устойчивость, подобные построения теряют какое-либо значение.

Виды-эдификаторы, существенным образом меняющие условия среды вокруг себя, создают новые местообитания и экологические ниши для других видов растений. Это дает возможность расхождения видов по разным местообитаниям. Когда в одном сообществе имеется несколько эдификаторов с разными средообразующими свойствами, например ель и широколиственные породы в хвойно-широколиственных лесах, это обычно отражается в более или менее ясно выраженной мозаичности нижних ярусов, за счет чего общее число видов в сообществе возрастает. Это же явление имеет место и в редколесьях, где участки, находящиеся под воздействием деревьев, чередуются с участками, где они не оказывают сильного воздействия на среду.

Но это далеко не универсальный и не очень эффективный путь увеличения числа видов в сообществе. Во-первых, такая мозаичность эдификаторов имеется далеко не во всех сообществах, а, во-вторых, различия между фитосредами, создаваемыми разными видами, чаще всего не настолько велики, чтобы вызвать существенные различия флористического состава в зонах воздействия разных эдификаторов. Воздействие видов на среду относительно неспецифично (Василевич, 1966). Даже в бореальной флоре СССР, чрезвычайно бедной древесными видами, можно найти фитоценотически замещающие виды деревьев, т. е. оказывающие практически одинаковое воздействие на среду (Миркин, 1968).

Кроме того, эдификаторы, преобразуя первичную абиотическую среду, исключают из растительных сообществ большое число видов. Известно, что сообщества с сильными эдификаторами, такие как еловые или буковые леса, отнюдь не отличаются высоким видовым богатством. П. Мейкок (Maycock, 1963) при анализе распределения видов по градиенту влажности нашел, что очень мало древесных видов имеют максимумы обилия в средних отрезках градиента по сравнению с крайними. Он это объясняет тем, что такие сильные эдификаторы лесов Северной Америки, как *Acer saccharum* и *Fagus grandifolia*, вытесняют многие другие виды в мезофитных условиях.

Существование многовидовых растительных сообществ, в которых экологические ниши видов дифференцированы весьма слабо, кажется невероятным, если учитывать принцип конкурентного исключения, или принцип Гаузе. Согласно этому принципу, невозможно длительное сосуществование в одном сообществе двух видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу (Odum, 1971; Whittaker, 1975). Конкурентное исключение должно приводить к формированию маловидовых растительных сообществ, где каждый вид занимает особую экологическую нишу.

Так почему же все-таки существуют многовидовые растительные сообщества, если большое число видов не нужно для поддержания устойчивости сообществ и эти виды в известной мере мешают друг другу, конкурируя за одни и те же ресурсы? Ведь многие виды в растительном сообществе с этой точки зрения кажутся просто лишними; вместо 30—40 достаточно было бы 5—6, чтобы так же заполнить и использовать пространство сообщества. Не нужно такого большого количества видов и для того, чтобы заполнить все имеющиеся экотопы во всех климатических областях. Задавшись вопросом, почему существует так много видов животных, Э. Хатчинсон (Hutchinson, 1959) приходит к выводу, что крайне высокое разнообразие наземной фауны связано с разнообразием наземных растений, которые предоставляют животным разнообразные корма. Пищевые цепи хищников (элтоновские цепи) обладают довольно низкой эффективностью передачи энергии с одного трофического уровня на другой, в связи с чем они не могут быть длинными и не могут обеспечить высокое разнообразие видов животных. Но эта концепция Хатчинсона оставляет открытым вопрос о высоком разнообразии видов растений.

Обычно высокое видовое разнообразие растительных сообществ связывают с благоприятными условиями среды, как климатическими, так и эдафическими. В благоприятных условиях может произрастать значительно большее число видов растений. Это неоспоримо. Но из этого не

следует, что в таких условиях каждое сообщество должно содержать большое число видов. Скорее наоборот. Со времен классических работ русских лесоведов известно, что борьба за существование между древесными породами протекает гораздо более интенсивно в более благоприятных почвенно-грунтовых условиях (Сукачев, 1926; Морозов, 1931). В результате этого спелый древостой в лучших условиях среды слагается меньшим числом деревьев. Но в условиях более ожесточенной конкуренции, очевидно, должно оставаться и меньшее число видов, так как здесь высока вероятность их элиминации из сообщества. Действительно, при более благоприятных условиях среды развиваются конкурентно мощные виды, что приводит к снижению общего числа видов в растительном сообществе (Grime, 1973). В благоприятных условиях среды должна была бы происходить более тонкая дифференцировка растительных сообществ по местообитаниям. Каждый из конкурентно мощных видов преобладал бы лишь в узкой амплитуде условий среды, вне ее уступая господство другим видам. Но, как можно судить по растительности тропиков, этого не наблюдается.

Понять высокое видовое богатство большинства растительных сообществ можно лишь тогда, когда мы примем в качестве исходной посылки, что в природе действуют независимо разные силы, протекают разные процессы. Высокое видовое богатство нельзя объяснить исходя лишь из одних экологических закономерностей. В частности, процесс видообразования имеет свои закономерности, и он отнюдь не направлен на создание наиболее рационально устроенных растительных сообществ. Эволюция лишь поставляет материал для их построения, причем лишние детали (виды) в большинстве случаев не исключаются полностью из сообществ.

Посмотрим на процесс эволюции с точки зрения эколога, попробуем представить, как происходило заполнение имеющегося набора местообитаний видами и как они перераспределялись по местообитаниям в результате эволюционного процесса. Примем как исходное положение «стремление» каждого вида расширить свою экологическую амплитуду. По-видимому, для этого имеется достаточно оснований. «Вновь возникавшие виды в силу присущего всем организмам свойства „давления жизни“ стремились проникать в сообщества, отличные от тех, где они сформировались», — писал А. А. Уранов (1977, с. 13). А это одно из частных проявлений стремления живого вещества к растеканию, подмеченного В. И. Вернадским (1967).

Адаптивная ценность широкой экологической амплитуды вида, по-видимому, понятна. Она обеспечивает виду надежность выживания. Чем шире экологическая амплитуда, тем больше шансов, что зачатки вида попадут в благоприятное для него местообитание и смогут развиться во взрослое растение в условиях меняющейся во времени среды. Расширение экологической амплитуды вида — процесс, сопровождающий прогрессивную эволюцию. При этом возрастает независимость организма от условий среды, расширяется сфера его обитания (Молевич, 1972). Однако широкая экологическая амплитуда — это определенные адаптации биохимического, физиологического и морфологического планов. Вид с такой амплитудой должен быть деспециализированным и в то же время обладающим конкурентными преимуществами перед многими более специализированными видами, каждый из которых хорошо приспособлен к определенным условиям существования в разных частях экологической амплитуды эвритопного вида. Мы видим, что прогрессивное в своей основе расширение экологической амплитуды вида имеет свою обратную сторону. Это обстоятельство ставит предел расширению экологической амплитуды.

Кроме того, эвритопный вид начинает дифференцироваться на экотипы, подвиды, а затем и на виды. С образованием новых видов, когда появляются барьеры для свободного скрещивания, процесс расширения экологической амплитуды может повториться хотя бы у части дочерних

видов. В результате этого противоречия между прогрессивной эволюцией и специализацией число видов непрерывно растет. В процессе видообразования не только заполнились все существующие местообитания, но этот процесс повторяется неоднократно в разных таксонах, хотя и с разным успехом. В результате каждое местообитание заполняется большим числом видов. В разных таксонах этот процесс идет независимо, реализуются разные пути адаптаций, в связи с чем экологические амплитуды не копируются, что и находит свое отражение в принципе экологической специфичности видов, сформулированном Л. Г. Раменским (1910, 1925) и Г. А. Глизоном (Gleason, 1917, 1926). По отношению к видам животных об этом писал С. С. Шварц (1969).

На увеличении видового богатства растительных сообществ непосредственно сказывается лишь симпатрическое видообразование. Оно приводит довольно часто к образованию экологических дублей. Но возникновение таким путем сезонных рас — это уже расхождение по разным экологическим нишам, что и обеспечивает благополучное их сосуществование в одном сообществе. По-видимому, симпатрическое видообразование встречается не очень часто; так, обычно мы не встречаем в одном сообществе видов, систематически очень близких. Гораздо бóльшую роль, очевидно, играет аллопатрическое видообразование, которое включает географическое и экологическое видообразование (Завадский, 1968). Аллопатрическое видообразование само по себе не приводит к увеличению числа видов в сообществе, но если один из дочерних видов впоследствии расширяет свой географический ареал или экологическую амплитуду, это, естественно, связано с внедрением вида в новые сообщества, благодаря чему может возрастать их видовое богатство. По поводу роли разных форм аллопатрического видообразования мнения расходятся. С. С. Шварц (1969) считает основным типом видообразования географическое, а К. М. Завадский (1968) считает, что экологический способ видообразования распространен не менее, чем географический.

Таким образом, процесс видообразования и последующего расширения экологической амплитуды создает избыточное число видов растений в каждом местообитании. Конечно, интенсивное видообразование идет далеко не во всех группах растений, далеко не всегда вновь возникавшие виды расширяли свою экологическую амплитуду, но все же за длительное время эволюции наземной флоры накопилось большое число фитоценотически избыточных видов. Но почему же вновь возникшие виды, эволюционно более продвинутые, не вытесняют полностью ранее возникшие и почему не элиминируются вновь возникшие виды, если они не имеют серьезных преимуществ в экологическом отношении? Видимо, только таксоны, возникшие в результате арогенезов, например цветковые растения, обладают настолько сильными селективными преимуществами, что могут вытеснить целиком большое число более примитивных видов. В большинстве же случаев процесс видообразования не приводит к принципиальному усовершенствованию организации, происходит лишь адаптивная иррадиация и вновь возникшие виды вынуждены делить место под солнцем со своими «старшими братьями».

В каком-либо многовидовом растительном сообществе, находящемся в относительно стабильных условиях среды, процесс смены одних видов другими протекает следующим образом. После отмирания особи ее место может быть занято особью того же самого или какого-то другого вида. Вероятность замещения определяется обилием вида, его семенной продуктивностью и интенсивностью вегетативного разрастания, а также относительной приспособленностью вида, т. е. его способностью произрастать и развиваться в данных условиях среды. При прочих равных условиях преимущества имеют также виды с большей продолжительностью жизни, так как они могут сохраняться в сообществе и при меньшей вероятности замещения. За счет этого происходят сдвиги в обилии видов в ряду поколений. Виды, имеющие большую вероятность замещения, становятся все более и более обильными. Но условия среды любого сообщества не

остаются абсолютно стабильными. Каждый год по сути дела уникален по действию своих погодных условий на растительное сообщество. В связи с этим меняются вероятности замещения и в отдельные годы получают преимущества виды, менее приспособленные к средним условиям этого сообщества. И это серьезно замедляет процесс вытеснения одних видов другими. При этом имеет значение и то, какой из видов появился ранее в данном месте. Одно дело захватить свободную площадь, а другое — потеснить уже растущие там растения (Ross, Harper, 1972).

Кроме того, все растительные сообщества являются открытыми системами в том смысле, что зачатки многих видов поступают в них и извне, из соседних сообществ. А это делает практически невозможным полное исключение из сообществ видов-эксплерентов, обладающих приспособлениями к широкому разносу плодов и семян.

Особи каждого вида могут подавлять в течение своей жизни только своих непосредственных соседей. Воздействие каждой особи не передается далеко по горизонтали, как показали результаты изучения фитогенных полей (Абрамова, Коняев, 1970; Уранов, Михайлова, 1974; Лащинский, 1975; Михайлова, 1977). Вследствие этого вытеснение идет активно лишь в узкой зоне вокруг особей сильного эдификатора. А если такой вид имеет еще небольшое обилие в сообществе, то площадь таких зон невелика. Это обстоятельство также задерживает процесс конкурентного исключения вида из сообщества.

Конечно, описанный процесс представляет собой лишь весьма грубую схему, которая в природе усложняется в результате действия многих других факторов. Вид должен обладать громадными преимуществами перед другими видами, чтобы вытеснить их полностью из сообщества за ограниченное число поколений. Процессы вытеснения шли и идут, но далеко не во всех случаях они могут привести к формированию маловидовых растительных сообществ.

То, что мы знаем о сукцессиях растительности, на первый взгляд полностью противоречит вышеприведенной схеме. Во-первых, сукцессии протекают очень быстро. Медленно идут сукцессии только там, где крайне неблагоприятны условия абиотической среды (обнаженные скалы, подвижные пески и т. п.). Практически за одно поколение на вырубке или залежи временный березняк может смениться коренным ельником. Во-вторых, сукцессии явно сопровождаются вытеснением одного вида другим. Но даже в случае вытеснения березы елью оно, как правило, не бывает полным, в любом ельнике всегда есть примесь березы, хотя бы незначительная. *Picea excelsa*, *P. obovata* находятся в исключительном положении, так как среди исключительно бедной дендрофлоры бореальной области Евразии они не имеют хоть сколько-нибудь серьезных конкурентов на многих местообитаниях, благодаря чему и образуют чистые насаждения. Напротив, в бореальных лесах Канады нередко встречаются древостои, состоящие из 7—8 видов (Swan, Dix, 1966).

Ярким примером существования в одной экологической нише большого числа видов являются тропические леса, где древесный ярус образует большое число видов деревьев, каждый из которых представлен ограниченным числом особей.

Принцип Гаузе, очевидно, верен лишь для животных, а точнее для подвижных организмов. В этом случае процесс конкурентного исключения протекает принципиально иначе. Популяция подвижного вида может очень быстро охватить своим воздействием всю площадь сообщества, и если этот вид обладает хоть сколько-нибудь заметными конкурентными преимуществами, он может очень быстро вытеснить другой вид, занимающий ту же экологическую нишу. Внедрение в сообщество нового травоядного или хищного вида может привести к тому, что он начнет перехватывать целиком или в значительной мере источники корма по всей площади сообщества, что заставит ранее обитавший здесь вид мигрировать или он вымирает. У подвижных видов процесс конкурентного исключения

протекает по всей площади сообщества, за счет чего вытеснение может осуществиться очень быстро.

У неподвижных видов животных и растений этот процесс идет лишь в сравнительно узкой зоне вокруг особей конкурентно более сильного вида. Часто встречающееся агрегированное (групповое) размещение особей, при котором увеличивается зона контактов особей одного вида между собой, еще больше уменьшает зону, в которой происходит конкурентное исключение, и замедляет этот процесс. А колебания условий внешней среды могут иногда давать преимущества и конкурентно более слабому виду. Все это и обеспечивает сосуществование в одной экологической нише двух и более видов.

Таким образом, во многих растительных сообществах имеется большое число фитоценотически избыточных видов, превышающее то, которое необходимо для заполнения всех существующих экологических ниш.

Но какова же экологическая роль этих избыточных видов? Они являются лишними в том отношении, что не повышают продуктивности растительного сообщества, не увеличивая степени использования его пространства, и не повышают его стабильности. Но в то же время чем более разнообразен видовой состав растительного сообщества, тем более разнообразны на этой территории консументы и редуценты. Высокое число видов растений обеспечивает сложность и разнообразие консорций. Как говорит Р. Виттекер (Whittaker, 1975), разнообразие порождает разнообразие. Избыточные виды растений обеспечивают большую сложность экосистем и в результате большую устойчивость следующих трофических уровней.

Мы до сих пор очень мало знаем об эволюции организации экосистем и растительных сообществ. Одна из наиболее детально разработанных схем эволюции систем биогеоценотического уровня принадлежит В. В. Мазингу (1972), но эта схема отражает эволюцию экосистем в основном в связи с филогенией организмов и дифференциацией жизненных форм среди животных и растений. Но представляет большой интерес и другой вопрос: насколько изменились виды растений как элементы экологических систем? Стали ли они (в среднем каждый из видов) более стенотопны? Прямых доказательств этого мы, конечно, не имеем, но все же можно предполагать, что с возрастанием числа видов в ходе эволюции, с необходимостью делить все более тонко имеющиеся местообитания виды стали более стенотопными. Хотя сами растения создают новые экологические ниши (под пологом леса, на стволах деревьев), все же число видов растений растет быстрее, что и определяет необходимость более тонкой экологической дифференциации. Все это, конечно, только предположения. Р. Виттекер (Whittaker, 1962) считает, что в южных областях гораздо больше число стенотопных видов. Возможно, это связано с большей древностью флор этих областей. Он же (Whittaker, 1975) приводит схему внедрения нового вида в градиент сообществ и показывает, что в результате этого происходит сужение экологических амплитуд видов и более тесное и равномерное распределение фитоценотических оптимумов по градиенту. Этот процесс связан не только с образованием новых видов, но гораздо чаще — с их миграцией. Но обширные миграции видов и целых флористических комплексов идут обычно на фоне заметных изменений климата, и это приводит к вымиранию или по крайней мере ослаблению позиций части старых видов. Поэтому далеко не всегда внедрение новых видов сужает фитоценотическую амплитуду старых видов. Во многих случаях происходит замена одних видов другими. Но так как мигранты, естественно, далеко не всегда являются экологическими копиями вытесняемых видов, один вид может лишь частично замещать другой, и это бывает достаточно часто. Одним из примеров могут служить взаимоотношения сосны и ели на Северо-Западе европейской части СССР после отступления ледника. Известно, что в древнем голоцене ель чрезвычайно широко распространилась по территории европейской части СССР, но в раннем голоцене произошло резкое сокращение ее ареала, в результате чего она исчезла из всей Прибалтики, из большей части Белоруссии и из ряда районов центральной части европейской территории

СССР. Вновь в этих местах ель появилась в среднем голоцене. Сосна же была широко распространена по европейской части СССР, начиная с древнего голоцена, ее роль в лесах снизилась в среднем голоцене вследствие распространения широколиственных пород, а затем и ели (Нейштадт, 1957). При этом происходило сужение фитоценотической амплитуды сосны, в результате чего ее коренные сообщества сохранились лишь на песчаных почвах и на болотах.

Схема Виттекера и приведенный пример объясняют появление новых видов во флоре района и новых типов сообществ. Внедрение новых видов в сообщество и увеличение его флористического богатства — несколько иной процесс, хотя неизбежно видообразование и миграции приводят к увеличению видового богатства сообществ, так как во многих случаях замещение одних видов другими не бывает полным. Внедрение вида в сообщество характеризуется тем, что внедряющийся вид должен преодолеть определенную степень замкнутости сообщества. Она определяется биотической средой и факторами экотопа (Куркин, 1973). Миграции, сопровождающие климатические изменения, по-видимому, довольно легко преодолевают замкнутость ценозов, так как климатические сдвиги снижают конкурентную мощность по крайней мере части видов и делают условия абиотической среды более благоприятными для мигрантов.

Итак, процесс видообразования идет в известной мере независимо от того, имеются ли в природе свободные местообитания и свободные экологические ниши. Конечно, при наличии свободных местообитаний и ниш он ускоряется, но в принципе он идет независимо от этого, хотя бы в части таксонов. Эволюционный процесс адаптации к определенному местообитанию противопоставлен противоположному давлению — против крайней специализации, и степень специализации отражает баланс между этими двумя противоположными тенденциями (Goodall, 1966). Временами верх одерживает стремление вида расширить экологическую амплитуду, но затем неизбежно наступают специализация и разделение вида на ряд экологически замещающих. В результате образуется большое число фитоценотически избыточных видов растений, которые сосуществуют в сообществе, деля одну и ту же экологическую нишу.

Причины высокого числа видов растений и животных в одном сообществе принципиально различны. Животные добиваются высокого видового разнообразия за счет тонкой дифференцировки экологических ниш, что включает пищевую специализацию, разные ритмы сезонной и суточной активности, распределение по ярусам растительности и т. д. Благодаря этому многие виды животных, живя в одном растительном сообществе, входят в разные консорции и практически не мешают друг другу. Дифференцировка экологических ниш уменьшает межвидовую конкуренцию. У растений и неподвижных животных она уменьшается за счет того, что зоны, в которых происходит конкуренция, занимают небольшую часть сообщества, а колебания условий внешней среды обеспечивают попеременно успех то одному, то другому виду.

На основании всего вышесказанного можно сделать следующие выводы.

1. Высокое видовое богатство многих растительных сообществ не приводит к увеличению полноты использования ресурсов среды и к увеличению их продуктивности. Оно также не увеличивает устойчивости сообществ.

2. Экологические ниши видов растений дифференцированы довольно слабо, в связи с чем существование многовидовых растительных сообществ противоречит принципу конкурентного исключения.

3. Высокое видовое богатство растительных сообществ можно объяснить закономерностями процесса видообразования. Вновь возникающие виды стремятся расширить свою экологическую амплитуду, что неизбежно приводит к их дифференциации на экотипы, подвиды, а затем и на виды. В результате этого число видов непрерывно растет, и на каждом местообитании появляются фитоценотически избыточные виды, занимающие близкие экологические ниши.

4. Эти виды не могут полностью вытеснить один другого, так как все они примерно одинаково приспособлены к данным условиям среды. Кроме того, процесс конкурентного исключения у неподвижных животных и растений идет лишь в сравнительно узкой зоне вокруг особей конкурентно более сильного вида, а колебания условий среды могут иногда давать преимущества и конкурентно более слабому виду. Все это определяет устойчивое сосуществование ряда видов в одной экологической нише.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И., К. В. Коняев. 1970. Статистическое описание размещения растений в пределах однородного массива. Биол. науки, 10.

Алёхин В. В. 1938. География растений.

Василевич В. И. 1966. Учение о непрерывности растительного покрова. Тр. МОИП, 27. — 1975. Некоторые черты организации экологических систем. Вестн. ЛГУ, биол., 3.

Вернадский В. И. 1967. Биосфера.

Гиляров А. М., Т. А. Горелова. 1974. Корреляция между трофической структурой, видовым разнообразием и биомассой зоопланктона северных морей. Зоол. ж., 53, 1.

Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование.

Куркин К. А. 1973. Эколого-фитоценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.

Лащинский Н. Н. 1975. О влиянии деревьев на структуру древостоя в травяных борах Нижнего Приангарья. Бот. ж., 60, 12.

Мазинг В. В. 1972. Системы биогеоценотического уровня и их усложнение в эволюции. В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.

Миркин Б. М. 1968. Специфика доминантов и экологическая классификация фитоценозов. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь.

Михайлова Н. Ф. 1977. О характере взаимоотношений некоторых плотнодерновинных злаков. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.

Молевич Е. Ф. 1972. Регресс как одна из тенденций органической эволюции. В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л.

Морозов Г. Ф. 1931. Учение о лесе.

Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене.

Работнов Т. А. 1973. Факторы устойчивости наземных фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4. — 1974. Луговедение.

Раменский Л. Г. 1910. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ. Дневник XII съезда естествоисп. и врачей, 7. — 1925. Основные закономерности растительного покрова и их изучение.

Сукачев В. Н. 1926. Растительные сообщества.

Уранов А. А. 1977. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.

Уранов А. А., Н. Ф. Михайлова. 1974. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 5.

Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных.

Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику.

Buzas M. A. 1972. Patterns of species diversity and their explanation. Taxon, 21, 2—3.

Gleason H. A. 1917. The structure and development of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, 44, 10. — 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, 53, 1.

Goodall D. W. 1966. The nature of the mixed community. Proc. Ecol. Soc. Aust., 1.

Goodman D. 1975. The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quarterly Rev. Biol., 50, 3.

Grime J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242, 5396.

Hairston N. G., J. D. Allan, R. K. Colwell, D. J. Futuyma, J. Holwell, M. D. Lubin, J. H. Vandermeer. 1968. The relationship between species diversity and stability an experimental approach with protozoa and bacteria. Ecol., 49, 6.

Heinrich B. 1976. Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. Ecol., 57, 5.

Hutchinson G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. Amer. Natur., 93, 870.

Kerner E. H. 1974. Why are there so many species? Bull. Mathem. Biol., 36, 5—6.

Margalef R. 1968. Perspectives in ecological theory.

Maycock P. E. 1963. The phytosociology of the deciduous forests of extreme southern Ontario. Can. J. Bot., 41, 3.

Odum E. P. 1971. Fundamentals of ecology.

Parrish J. A. D., F. A. Bazzaz. 1976. Underground niche separation in successional plants. Ecol., 57, 6.

Pianka E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Amer. Natur., 100, 910.
Reiners W. A., I. A. Worley, D. W. Lowrence. 1971. Plant diversity in chronosequence at Glacier Bay, Alaska. Ecol., 52, 1.
Risser P. G., E. L. Rice. 1971. Diversity in tree species in Oklahoma upland forests. Ecol., 52, 5.
Ross M. A., J. L. Harper. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. J. Ecol., 60, 1.
Singh J. S., R. Misra. 1969. Diversity, dominance, stability, and net production in the grassland at Varanasi, India. Can, J. Bot., 47, 3.
Swan J. M. A., R. L. Dix. 1966. The phytosociological structure of upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. J. Ecol., 54, 1.
Udvardu M. E. D. 1959. Notes on ecological concepts of habitat, biotope, and niche. Ecol., 40, 4.
Webb L. J., J. G. Tracey, W. T. Williams, G. N. Lance. 1967. Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. I. A comparison of methods applicable to site-species data. J. Ecol., 55, 1.
Whittaker R. H. 1962. Classification of natural communities. Bot. Rev., 28, 1. — 1969. Evolution of diversity in plant communities. Brookhaven Symp. Biol., 22. — 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21, 2—3. — 1975. Communities and ecosystems.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 V 1978.

SUMMARY

In multispecific plant communities the level of usage of environmental resources does not increase because the differentiation of ecological niches of plant species is low. High specific diversity does not determine their high productivity and stability. The existence of such communities contradicts with the principle of competitive exclusion. High specific abundance of plant communities can be explained by the fact that in the process of evolution many ecologically equipotent species have arisen which coexist in one community because the process of competitive exclusion in immovable plants goes on rather slowly, whereas the fluctuations of environmental conditions give advantages now to one species, then to some other.

УДК 582.29 (571.651)

И. И. Макарова

ХАРАКТЕРИСТИКА КОНКРЕТНЫХ ЛИХЕНОФЛОР ЗАПАДА ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

I. I. MAKAROVA. THE CHARACTERISTICS OF THE ELEMENTARY LICHENFLORAS OF THE WESTERN PART OF THE CHUKOTKA PENINSULA

При изучении лишайников запада Чукотского п-ова был применен метод конкретных флор. Выявлен видовой состав лишайников в 4 пунктах. Приводится сводный список 262 видов лишайников; дается краткая характеристика конкретных лихенофлор. Обсуждаются особенности их таксономического состава в связи с местными природными условиями.

Метод конкретных флор, разработанный А. И. Толмачевым (1932), широко используется сейчас при изучении флор в арктических районах СССР как высших растений, так и мхов (Юрцев 1970, 1973, 1974; Кожевников, 1973, 1978; Афонина, 1974; Благодатских, 1974; Ребристая, 1977, и др.). Нами этот метод впервые применен при изучении флоры лишайников.

Исследования проводились на западе Чукотского п-ова по широтному профилю — от залива Креста до пос. Иультин. Согласно флористическому районированию, данному Б. А. Юрцевым (1974), все пункты расположены в пределах Приамгуэмского переходного округа Чукотской провинции Арктической области.

Наиболее полно видовой состав флоры лишайников выявлен нами в следующих точках: 1) окр. пос. Эгвекинот (Эгвекинот); 2) перевальная часть хр. Искатень (Перевал); 3) среднее течение р. Амгуэмы (Амгуэма); 4) окр. пос. Иультин (Иультин) (см. рисунок). Материал собирался по типам местообитаний в пределах территории с радиусом 10 км. Обследованные участки отличаются друг от друга географическим положением, рельефом, климатом и растительностью. В каждом пункте изучались флористический состав лишайников, приуроченность их к основным типам местообитаний и роль в сложении растительного покрова. Кроме собственных сборов, нами были изучены коллекции лишайников, собранные в этих районах Т. Г. Дервиз-Соколовой, Е. В. Зимарской, А. Е. Катениным, А. А. Коробковым, Б. А. Юрцевым.

До наших исследований для запада Чукотского п-ова приводилось 37 видов лишайников (Окснер, 1929; Городков, 1939; Локинская, 1970). В результате проведенных исследований и учета литературных данных список лишайников запада Чукотского п-ова возрос до 262 видов (табл. 1).

Флора лишайников окрестностей пос. Эгвекинот

Исследование проводилось в окрестностях пос. Эгвекинот, расположенного на северо-западном побережье залива Креста. К самому берегу залива подходят южные отроги хр. Искатень, склоны его крутые и сильно расчленены. Вершины гор достигают абсолютной высоты 400—600 м. Хребет сложен вулканическими породами преимущественно среднего



Места лихенологических исследований методом конкретных флор.

1 — пос. Эгвекинот, *2* — перевальная часть хр. Искатень, *3* — среднее течение р. Амгуэмы, *4* — пос. Иультин.

и основного состава, на восточном берегу залива — кислыми. Северный берег залива Креста низкий, изрезанный многочисленными рукавами р. Нырвакинот. Климат морской с умеренно холодной зимой и прохладным летом (табл. 2). Растительность района относится к основному варианту подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). Вблизи залива крутые склоны хребта почти сплошь покрыты осыпями, не закрепленными растительностью. На пологих склонах гор распространены горные каменистые и щебнистые кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры. Они встречаются и на крутых склонах, между осыпями, небольшими участками. Для подножий пологих склонов характерны щебнистые кустарничково-разнотравные тундры. Основу напочвенных лихеносинузий в этих тундрах составляют виды родов *Cladina*, *Cladonia*, *Dactylina*, *Thamnolia*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Asahinea* и др. Из кладоний преобладают гипоаркто-монтанный вид *Cladonia amaurocraea*, мультирегиональный — *C. coccifera*, а из кладин — голарктический *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, мультирегиональный — *C. rangiferina*. Широко представлены арктоальпийские виды лишайников — *Asahinea chrysantha*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Lobaria linita*, *Nephroma arcticum*, *N. expallidum*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Ochrolechia gonatodes*, *Pertusaria dactylina*, *Lecanora castanea*, *Caloplaca tetraspora*.

На северном низком берегу залива Креста, в дельте р. Нырвакинот, распространены ивковые мохово-лишайниковые тундры, где доминируют *Cetraria delisei*, *C. islandica*, *C. laevigata*, *Stereocaulon rivulorum*; в этих тундрах встречается и *Cornicularia aculeata*.

На обогащенных известью почвах развиваются кальцефильные сообщества с характерными для них видами лишайников — *Gyalecta foveolaris*, *Cetraria tilesii*, *Pachyospora verrucosa* и др.

Интересны лишайники, растущие на камнях в руслах горных речек и ручьев. К ним относятся *Verrucaria margacea*, *Ionaspis epulotica* var. *arctica*, *Aspicilia laevata*. В сухом русле горного ручья найдена и *Lecanora melanaspis*.

В конкретной лихенофлоре окрестностей пос. Эгвекинот отмечено 169 видов лишайников, относящихся к 28 семействам и 63 родам (табл. 1). По количеству видов ведущими являются семейства: *Parmeliaceae* — 27 видов, *Cladoniaceae* — 23, *Lecideaceae* — 21 (табл. 3). Наибольшее число видов относится к родам: *Cladonia* — 20, *Cetraria* — 13, *Lecanora* — 9 (табл. 4).

Только для этого пункта отмечены 18 видов лишайников. Из них впервые для СССР приводится 2 вида — *Cetrelia alaskana*, *Pertusaria hultenii*, а для Чукотского п-ова — *Cladonia nipponica*, *Lecanora melanaspis*, *Stereocaulon symphycheilum*, *Pertusaria globulata*, *Varicellaria rhodocarpa*, *Pertusaria solitaria* и др. Редкими видами являются *Pertusaria glomerata*, *Sticta arctica*, *Parmelia incurva*, *P. taractica* и др. Эндемичен для Чукотского п-ова один вид — *Aspicilia subdissentiens*.

В лихенофлоре Эгвекинота преобладают эпигейные лишайники — 78 видов, но значительна и группа эпилитных лишайников — 62 вида, что связано с горным характером рельефа. Меньшую по количеству видов группу составляют эпибриофиты и эпифитореликвиты — 29 видов (табл. 5). Лишайники

ТАБЛИЦА 1

Сводный список видов лишайников в конкретных флорах запада Чукотского полуострова *

Вид	Эгвекинот	Перевал	Амгуэма	Иультин
Polyblastia hyperborea Th. Fr.	—	+	—	—
P. sendtneri Krempelh.	—	+	—	—
P. terrestris Th. Fr.	+	—	—	—
Verrucaria margacea (Ach.) Wahlenb.	+	+	—	—
V. riparia Nyl.	—	+	—	—
V. umbrinula Nyl.	—	+	—	—
Endocarpon pusillum Hedw.	—	+	—	—
Staurothele clopima Th. Fr.	—	+	—	—
Porina chlorotica (Ach.) Müll. Arg.	—	+	—	—
Microglaena sphinctrinoides (Nyl.) Lönnr.	—	+	—	—
Sphaerophorus fragilis Pers.	+	+	+	+
S. globosus Vain.	+	+	+	+
Diploschistes bryophilus (Ehrh.) Zahlbr.	—	—	+	—
D. scruposus (Schreb.) Norm.	—	+	—	—
Gyalecta foveolaris (Ach.) Schaer.	+	+	+	—
Phylliscum demangeonii (Moug. et Nestl.) Nyl.	—	+	—	—
Pyrenopsis pulvinata (Schaer.) Hellb.	+	+	—	—
Placynthium aspratile (Ach.) Henssen	+	—	—	—
P. nigrum (Huds.) S. Gray	+	+	—	—
Polychidium muscicola (Sw.) S. Gray	+	—	—	—
Psoroma hypnorum (Vahl) S. Gray	+	+	+	+
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	+	+	+	+
P. canina (L.) Willd.	+	+	+	+
P. erumpens (Tayl.) Vain.	+	+	+	—
P. lepidophora (Nyl.) Vain.	—	—	+	—
P. malacea (Ach.) Funck	+	+	+	+
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	—	+	—	—
P. rufescens (Weis.) Humb.	+	+	+	—
P. scabrosa Th. Fr.	+	+	+	+
P. venosa (L.) Baumg.	+	+	+	—
Solorina bispora Nyl.	—	+	—	—
S. crocea (L.) Ach.	+	+	+	+
S. octospora Arnold	—	+	—	—
S. saccata (L.) Ach.	+	+	+	+
Nephroma arcticum (L.) Torss.	+	+	+	+
N. expallidum (Nyl.) Nyl.	+	+	+	+
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	+	+	+	+
Sticta arctica Degel.	+	—	—	—
Collema ceraniscum Nyl.	—	+	—	—
C. undulatum Laur. ex Flot.	—	+	—	—
Leciophysma finmarkicum Th. Fr.	—	+	—	—
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.	+	+	—	—
L. sinuatum (Huds.) Massal.	—	+	+	—
L. tenuissimum (Dicks.) Fr.	—	—	+	—
Pannaria elaeina (Wahlenb.) Nyl.	+	+	—	—
P. hookeri Nyl.	—	+	—	—
P. pezizoides (Web.) Trev.	+	+	+	+
Arctomia delicatula Th. Fr.	+	+	+	—
Bacidia fusca (Massal.) D. R.	—	—	+	—
B. lugubris Zahlbr.	—	+	—	+
B. sphaeroides (Dicks.) Zahlbr.	—	+	—	—
Huilia elegantior (H. Magn.) Hertel	+	+	—	—
H. flavocaerulescens (Hornem.) Hertel	+	+	+	—
H. melinodes (Koerb.) Hertel	—	+	—	—
H. panaeola (Ach.) Hertel	+	+	—	+
Lecidea aglae Sommerf.	—	+	—	+
L. armeniaca (DC.) Fr.	—	+	—	—
L. assimilata Nyl.	+	+	+	—
L. atrobrunnea (Lam. et DC.) Schaer.	—	+	—	—
L. caesioatra Schaer.	—	+	—	—
L. elata Schaer.	—	+	—	—
L. fusca (Borr. ex Schaer.) Th. Fr.	—	—	+	—
L. lactea Schaer.	+	+	+	—
L. lapicida (Ach.) Ach.	+	+	+	+

* Лишайники в таблице расположены по системе Пельта (Poelt, 1973).

Вид	Эгвекинот	Перевал	Амгуэма	Иультин
L. limosa Ach.	—	—	+	—
L. lulensis Hellb.	—	—	+	—
L. paupercula Th. Fr.	+	+	—	—
L. speirea (Ach.) Ach.	—	+	—	—
L. tornoensis Nyl.	—	—	+	+
L. vernalis (L.) Ach.	+	+	+	—
Lecidella stigmatea (Ach.) Hertel	+	—	—	—
Lopadium fuscoluteum Mudd.	—	+	—	—
L. pezizoideum (Ach.) Koerb.	+	+	+	+
Mycoblastus affinis (Schaer.) Schauer.	+	+	+	+
M. alpinus (Fr.) Kernst.	—	+	—	—
M. sanguinarius (L.) Norm.	+	+	+	—
Psora decipiens Hoffm.	—	+	—	+
P. demissa Stein.	+	—	+	+
P. rubiformis Th. Fr.	+	+	—	—
Rhizocarpon atroalbescens (Nyl.) Zahlbr.	+	+	+	+
R. badioatrum (Flk.) Th. Fr.	—	+	—	+
R. copelandii (Koerb.) Th. Fr.	—	—	—	+
R. eupetraeum (Nyl.) Arnold	+	—	—	—
R. geminatum (Flot.) Koerb.	+	+	—	—
R. geographicum (L.) DC.	+	+	+	+
R. grande (Flk.) Arnold	+	+	+	—
R. obscuratum (Ach.) Massal.	—	+	—	—
R. polycarpum (Hepp.) Th. Fr.	—	+	+	—
R. sorediosum Runem.	+	+	—	—
R. superficiale (Schaer.) Vain.	—	+	+	+
Toninia coeruleonigricans (Lightf.) Th. Fr.	—	+	—	—
T. lobulata (Sommerf.) Lynge	—	+	—	—
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel	+	+	—	—
Haematomma lapponicum Räs.	+	+	—	+
Lecanora atra (Huds.) Ach.	+	+	—	—
L. atrosulphurea (Wahlenb.) Ach.	—	+	—	—
L. atrynea (Ach.) Röhl.	+	+	+	+
L. badia (Pers.) Ach.	+	+	+	+
L. bicincta Ram.	—	+	+	—
L. caesiosulphurea Vain.	—	+	—	—
L. castanea (Hepp) Th. Fr.	+	+	+	+
L. dispersa (Pers.) Röhl.	+	+	+	+
L. epibryon Ach.	+	+	+	+
L. gangaleoides Nyl.	—	—	+	—
L. intricata (Schrad.) Ach.	+	+	+	—
L. melanaspis Ach.	+	—	—	—
L. polytropa (Ehrh.) Rabenh.	+	+	+	+
L. rupicola (L.) Zahlbr.	—	+	+	—
Rhizoplaca chrysoleuca (Smith) Zopf	+	+	—	—
R. melanophthalma (Ram.) Leuckert et Poelt	—	+	—	—
Aspicilia alphoplaca (Wahlenb. et Ach.) Poelt et Leuckert	—	+	—	—
A. cinerea (L.) Koerb.	+	+	—	+
A. laevata (Ach.) Arnold	+	+	—	—
A. subdissentiens (Nyl.) Oxn.	+	+	—	—
Pachyospora verrucosa (Ach.) Massal.	+	+	+	—
Ionaspis epulotica (Ach.) Th. Fr. var. *arctica* (Lynge) H. Magn.	+	+	—	—
Hypogymnia encausta (Sm.) Wats.	—	+	—	+
H. intestiniformis (Vill.) Räs.	—	+	+	—
H. subobscura (Vain.) Poelt	+	+	+	+
H. vittata (Ach.) Gas.	+	+	—	—
Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb. et C. Culb.	+	+	+	+
A. scholanderi (Llano) W. Culb. et C. Culb.	+	+	+	+
Cetraria andrejevii Oxn.	+	+	+	+
C. cucullata (Bellardi) Ach.	+	+	+	+
C. delisei (Bory) Th. Fr.	+	+	+	+
C. ericetorum Opiz	+	—	—	—
C. fastigiata (Del. et Nyl.) Kärnef.	+	+	+	—
C. hepatizon (Ach.) Vain.	+	+	+	+
C. islandica (L.) Ach.	+	+	+	+
C. laevigata Rassad.	+	+	+	+

Вид	Эгвекинот	Перевал	Амгуэма	Иультин
C. kamczatica Savicz	+	+	—	+
C. nigricans (Retz.) Nyl.	+	+	+	+
C. nivalis (L.) Ach.	+	+	+	+
C. rhizophora (Vain.) Rassad.	+	—	—	—
C. sepincola (Ehrh.) Ach.	—	—	+	—
C. tilesii Ach.	+	+	+	—
Cetrelia alaskana (Culb. et Culb.) Culb. et Culb.	+	—	—	—
Dactylina arctica (Richards.) Nyl.	+	+	+	+
D. ramulosa (Hook.) Tuck.	+	+	+	+
Masonhalea richardsonii (Hook. in Richards) Kärnef.	+	+	+	+
Parmelia alpicola Th. Fr.	—	+	—	+
P. centrifuga (L.) Ach.	+	+	—	+
P. incurva (Pers.) Th. Fr.	+	—	—	+
P. infumata Nyl.	+	+	+	—
P. omphalodes (L.) Ach.	+	+	+	+
P. panniformis (Nyl.) Vain.	—	+	—	—
P. taractica Krempelh.	+	+	—	—
P. saxatilis (L.) Ach.	+	+	+	—
P. separata Th. Fr.	+	+	+	+
P. sorediosa Almb.	—	+	—	—
P. stygia (L.) Ach.	+	+	—	+
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	+	+	+	+
A. ochroleuca (Ehrh.) Nyl.	+	+	+	+
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	+	+	—	+
Pseudephebe minuscula (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	+
P. pubescens (L.) Choisy	—	+	—	+
Cornicularia aculeata (Schreb.) Ach.	+	—	—	—
C. divergens Ach.	+	+	+	+
Evernia perfragilis Llano	—	+	—	—
Ramalina almquistii Vain.	—	+	+	—
Pilophorus robustus Th. Fr.	+	+	—	+
Stereocaulon alpinum Laur.	+	+	+	+
S. botryosum Ach. em Frey	+	+	—	+
S. dactylophyllum Flk.	—	—	—	+
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	+	+	+	+
S. paschale (L.) Hoffm.	+	+	+	+
S. rivulorum H. Magn.	+	+	+	+
S. subcoralloides Nyl.	+	+	—	+
S. symphycheilum Lamb	+	—	—	—
S. vesuvianum Pers.	+	+	+	+
S. wrightii Tuck.	+	+	+	+
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et Culb. ssp. *beringiana* (Ahti) Bird	+	+	+	+
C. rangiferina (L.) Harm.	+	+	+	+
C. stellaris (Opiz) Brodo	+	+	+	+
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.	+	+	+	+
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	+	+	+	+
C. cariosa (Ach.) Spreng.	+	+	+	—
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.	—	—	+	—
C. coccifera (L.) Willd.	+	+	+	+
C. cornuta (L.) Hoffm.	+	—	+	+
C. crispata (Ach.) Flot.	+	—	—	—
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	+	—	+	—
C. deformis (L.) Hoffm.	+	—	+	+
C. furcata (Huds.) Schrad.	—	—	+	—
C. gonecha (Ach.) Asah. et Schade	+	+	—	+
C. gracilis (L.) Willd. var. *nigripes* (Nyl.) Ahti	+	+	+	+
C. lepidota Nyl.	+	+	+	—
C. kanewskii Oxn.	+	—	—	+
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.	+	—	+	+
C. nipponica Asah.	+	—	—	—
C. pleurota (Flk.) Schaer.	+	+	—	—
C. pyxidata (L.) Hoffm.	+	+	+	+
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	+	+	—	—
C. subulata (L.) Wigg.	+	+	+	—
C. uncialis (L.) Wigg.	+	+	+	+

Вид	Эгвекинот	Перевал	Амгуэма	Иультин
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.	+	+	—	—
Baeomyces carneus (Retz.) Flk.	—	—	+	—
B. placophyllus (Lam.) Ach.	+	+	—	—
B. roseus Pers.	—	—	+	—
B. rufus (Huds.) Rabenh.	—	—	+	—
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.	+	+	+	+
Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr.	+	+	+	+
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach.	+	+	+	+
Umbilicaria arctica (Ach.) Nyl.	+	—	—	—
U. cylindrica (L.) Del.	—	+	—	+
U. deusta (L.) Baumg.	—	+	—	—
U. hyperborea (Ach.) Hoffm.	+	+	—	+
U. proboscidea (L.) Schrad.	+	+	+	+
U. torrefacta (Lightf.) Schrad.	+	+	—	+
Acarospora almquistii H. Magn.	—	+	—	—
A. chlorophana (Wahlenb.) Massal.	—	+	—	—
Sporostatia testudinea (Ach.) Massal.	+	+	+	+
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge	+	+	+	+
O. geminipara (Th. Fr.) Vain.	+	+	+	+
O. gonatodes (Ach.) Räs.	+	+	+	+
O. grimmiae Lynge	+	+	—	+
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.	—	—	+	+
O. upsaliensis (L.) Massal.	+	+	+	—
Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl.	+	+	+	+
P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr.	+	+	+	+
P. dactylina (Ach.) Nyl.	+	+	+	+
P. globulata Oxh. et Volk.	+	—	—	—
P. glomerata (Ach.) Schaer.	+	—	—	—
P. hultenii Erichs.	+	+	—	—
P. oculata (Dicks.) Th. Fr.	+	+	+	+
P. panyrga (Ach.) Massal.	+	+	+	+
P. phymatodes (Ach.) Erichs. f. *westringii* (Liljebl.) Erichs.	—	+	—	—
P. solitaria H. Magn.	+	+	—	—
Varicellaria rhodocarpa (Koerb.) Th. Fr.	+	—	—	—
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.	—	+	—	—
C. vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.	—	+	+	—
Caloplaca jungermanniae (Vahl) Th. Fr.	—	+	—	—
C. pyracea (Ach.) Th. Fr.	—	—	+	—
C. stillicidiorum (Vahl.) Th. Fr.	+	+	+	+
C. tetraspora (Nyl.) Oliv.	+	+	+	—
Protoblastenia calva (Dicks.) Zahlbr.	+	—	—	—
P. terricola (Anzi) Lynge	+	+	+	—
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.	+	+	+	+
X. elegans (Link.) Th. Fr.	+	+	—	+
X. sorediata (Vain.) Poelt	—	—	—	—
Buellia atrata (Sm.) Anzi	+	+	—	—
B. concinna Th. Fr.	—	+	—	+
B. geophila (Sommerf.) Lynge	—	+	+	—
B. insignis (Naeg.) Th. Fr.	—	+	+	+
B. scabrosa (Ach.) Koerb.	+	—	—	—
Physcia caesia (Hoffm.) Hampe	+	+	+	+
P. dubia (Hoffm.) Lett.	—	+	—	—
P. stellaris (L.) Nyl.	—	—	+	—
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	+	+	+	+
Rinodina archaea (Ach.) Arnold	—	—	+	—
R. cinnamomea (Th. Fr.) Räs.	—	—	+	—
R. milvina (Wahlenb.) Th. Fr. f. *cacuminum* Oliv.	—	+	+	+
R. mniaraea (Ach.) Th. Fr.	—	+	—	—
R. nimbosa (Fr.) Th. Fr.	—	+	+	—
R. roscida (Sommerf.) Arnold	—	+	—	—
R. turfacea (Ach.) Koerb.	+	+	+	+
Arthroraphis citrinella (Ach.) Poelt var. *alpina* (Schaer.) Poelt	+	+	+	+
Placopsis gelida (L.) Nyl.	+	+	—	+
Micarea lignaria (Ach.) Hedl.	—	—	+	—
M. melaena (Nyl.) Hedl.	—	+	—	—
Lepraria chlorina Ach.	—	—	—	+
L. neglecta (Nyl.) Lett.	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 2

Основные климатические показатели пунктов исследования на западе Чукотского полуострова (Клюкин, 1960)

	Средняя температура		Количество осадков в год, мм	Высота снежного покрова, мм *
	январь	июль		
Эгвекинот	—22.1	+8.6	532	68
Перевал	Данных нет			
Амгуэма	—30.6	+9.8	422	62
Иультин	—24.6	+9.3	537	82

* Наибольшая из средних декадных высот.

этих групп играют большую роль в напочвенном покрове многих растительных сообществ.

Лихенофлора окрестностей пос. Эгвекинот одна из самых богатых, что, вероятно, связано с приморским положением района, горным характером рельефа и наличием обогащенных известью почв наряду с широким распространением кислых горных пород.

ТАБЛИЦА 3

Ведущие по числу видов семейства в конкретных лихенофлорах запада Чукотского п-ова

Семейство	Эгвекинот		Перевал		Амгуэма		Иультин	
	число видов	место в лихенофлоре	число видов	место в лихенофлоре	число видов	место в лихенофлоре	число видов	место в лихенофлоре
Parmeliaceae	27	1	26	2	19	1—2	20	1
Cladoniaceae	23	2	16	3	18	3	14	2—3
Lecideaceae	21	3	36	1	19	1—2	14	2—3
Pertusariaceae	15	4	13	5	10	5—7	10	4—5
Lecanoraceae	11	5	15	4	10	5—7	7	6
Stereocaulaceae	10	6	9	8	6	8	10	4—5
Peltigeraceae	9	7	12	6	11	4	6	7—8
Teloschistaceae	6	8	7	9	5	9	3	10
Physciaceae	5	9	11	7	10	5—7	6	7—8
Umbilicariaceae	4	10	5	10	1	—	4	9

ТАБЛИЦА 4

Ведущие по числу видов роды в конкретных лихенофлорах запада Чукотского п-ова

Род	Эгвекинот		Перевал		Амгуэма		Иультин	
	число видов	место в лихенофлоре	число видов	место в лихенофлоре	число видов	место в лихенофлоре	число видов	место в лихенофлоре
Cladonia	20	1	13	1	15	1	11	1
Cetraria	13	2	11	3—4	10	2—3	9	3
Lecanora	9	3—5	12	2	10	2—3	6	4—5
Pertusaria	9	3—5	8	7—9	5	7—9	5	6—8
Stereocaulon	9	3—5	8	7—9	7	6	10	2
Parmelia	8	6	10	5	4	10	6	4—5
Peltigera	7	7	8	7—9	8	4—5	4	9
Rhizocarpon	6	8	9	6	5	7—9	5	6—8
Ochrolechia	5	9—10	5	10	5	7—9	5	6—8
Lecidea	5	9—10	11	3—4	8	4—5	3	10

ТАБЛИЦА 5

Соотношение числа видов лишайников, приуроченных к разным субстратам в изучаемых конкретных лихенофлорах на западе Чукотского п-ова

Экологическая группа лишайников	Число видов			
	Эгвекинот	Перевал	Амгуэма	Иультин
Эпигейные (напочвенные)	78	78	68	53
Эпибриофитные и эпифитореликвитные (на мхах и растительных остатках)	29	38	32	22
Эпилитные (на камнях)	62	94	34	43
Эпифлеоидные (на коре)	—	—	4	—
Итого	169	210	138	118

Флора лишайников перевальной части хребта Искатень

Обследован район перевальной части хр. Искатень, 32 км автотрассы Эгвекинот—Иультин (высота над уровнем моря около 500—1000 м), удаленный от побережья залива Креста на 30—35 км. Рельеф горный, широко распространен резко расчлененный рельеф альпийского типа (Яценко, 1963). Средние высоты хребта колеблются от 500 до 1000 м, хребет сложен вулканическими породами пестрого состава. Широко распространены магматические породы, обогащенные кальцием. Данные об основных климатических показателях пункта отсутствуют.

Растительность района Перевала соответствует переходу от подпояса горной типичной тундры к подпоясу горной арктической и горной высокоарктической тундр (выше 1000 м над ур. м.). Большие площади заняты горными каменистыми и щебнистыми кустарничковыми, кустарничково-лишайниковыми тундрами. В них основу напочвенного покрова составляют лишайники родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Cornicularia*, *Dactylina*, *Thamnolia*, *Ochrolechia*, *Pertusaria* и др. У подножий гор и на их шлейфах часто встречаются нивальные тундры, где преобладают арктоальпийские лишайники — *Cetraria delisei*, *Dactylina arctica*, *Nephroma arcticum*, *Cladonia bellidiflora*, арктобореальный — *Cetraria laevigata*, мультирегиональный — *Cetraria islandica*, гипоаркто-монтанные — *Cladonia amaurocraea*, *Peltigera aphthosa* и др.

Кальцефитные растительные сообщества, развивающиеся на обогащенных известью почвах, отличаются специфическим набором не только высших растений и мхов, но и лишайников. Только в таких местообитаниях были встречены лишайники *Rinodina roscida*, *Pachyospora verrucosa*, *Polyblastia hyperborea*, *Solorina bispora*, *S. octospora*, *Cetraria tilesii* и др.

Своеобразен состав лишайников на камнях, периодически омываемых водой, в руслах горных ручьев и на отвесных скалистых берегах горных речек. В этой группе отмечены характерные для подобных местообитаний лишайники, такие как *Verrucaria margacea*, *V. riparia*, *Ionaspis epulotica* var. *arctica*, *Aspicilia laevata*, *Straurothele clopima*.

Лихенофлора района Перевала самая богатая и включает 210 видов лишайников, относящихся к 36 семействам и 73 родам (табл. 1). Ведущее положение по числу видов занимают семейства *Lecideaceae* — 36 видов, *Parmeliaceae* — 26 и *Cladoniaceae* — 16 (табл. 3). Самыми большими по числу присутствующих видов являются роды *Cladonia* — 13, *Lecanora* — 12, *Lecidea* — 11 (табл. 4). Только для этого пукта отмечены 47 видов. По проведенным здесь сборам впервые для Чукотского п-ова приводятся такие виды, как *Pertusaria phymatodes* f. *westringii*, *Aspicilia alphoplaca*, *Rhizoplaca melanophthalma* и др. Три вида флоры Перевала эндемичны для Чукотки — *Acarospora almquistii*, *Aspicilia subdissentiens*, *Lecanora caesiosulphurea*.

Для лихенофлоры Перевала характерно преобладание по числу видов эпилитных лишайников — 94 вида (табл. 5), что, вероятно, связано с ти-

пично горным рельефом. Эпигейных лишайников насчитывается 78 видов. В этой группе интересны редкие на западе Чукотского п-ова чешуйчатые лишайники *Toninia lobulata* и *Psora rubiformis*, растущие на скоплениях мелкозема в трещинах скал. В районе Перевала проходит граница распространения океанических видов лишайников, таких как *Pertusaria hultenii* и *Aspicilia subdissentiens*.

Таким образом, богатство и разнообразие лихенофлоры Перевала обусловлены типично горным (альпийским) рельефом, разнообразием горных пород и климатом.

Флора лишайников среднего течения р. Амгуэмы

Участок на правом берегу р. Амгуэмы представляет собой всхломленную равнину и вдающийся в нее юго-западный отрог низкогорного массива — гору Наунэсон, сложенную глинистыми сланцами. Климат района умеренно континентальный, с холодной, продолжительной зимой и коротким прохладным летом (табл. 2). Растительность пункта относится к основному варианту подзоны северных гипоарктических тундр, для которого в отличие от приморского варианта характерно наличие пойменных кустарников и мелкоерниковых группировок (Юрцев, 1973).

На равнинных участках распространены кочкарно-пушицевые и осоковые тундры, осоковые болота и кустарничковые тундры. На плато и склонах горы развиваются различные типы кустарничковых и кустарничково-осоковых тундр (Катенин, 1974). В кочкарно-пушицевых тундрах с преобладанием *Eriophorum vaginatum* лишайников мало; это — *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *Dactylina arctica*, *Peltigera scabrosa*, *Thamnolia vermicularis* и др. В осоковых тундрах с доминированием *Carex lugens*, кроме отмеченных выше лишайников, встречаются *Icmadophila ericetorum*, *Ochrolechia inaequatula*, *Psoroma hypnorum*, *Lopadium pezizoideum*, *Siphula ceratites* и др. Больше лишайников в кустарничковых тундрах, где преобладают *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis* var. *nigripes*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Peltigera scabrosa*, *Nephroma arcticum*, на мхах и растительных остатках — *Lecanora castanea*, *Caloplaca tetraspora*, *Ochrolechia frigida*, *Rinodina turfacea* и др.

Конкретная лихенофлора Амгуэмы насчитывает 138 видов, относящихся к 29 семействам и 52 родам (табл. 1). Ведущими по числу видов являются семейства *Lecideaceae* и *Parmeliaceae* — по 19 видов в каждом, *Cladoniaceae*—18 видов (табл. 3), наиболее многочисленны по количеству встреченных здесь видов роды *Cladonia* — 15 видов, *Lecanora*, *Cetraria* — по 10 видов в каждом (табл. 4).

Только в этом пункте отмечено 18 видов. В основном это лишайники, растущие на почве, мхах и растительных остатках: *Diploschistes bryophilus*, *Peltigera lepidophora*, *Baeomyces carneus*, *B. roseus*, *Bacidia fusca* и др.

Во флоре лишайников Амгуэмы не найдено океанических видов; в наборе высших растений также преобладают континентальные элементы.

Равнинный характер рельефа сказывается на составе флоры лишайников; так, в лихенофлоре Амгуэмы большую роль играют эпигейные лишайники — 68 видов, а эпилитных здесь только 34 вида (табл. 5). В отличие от других конкретных лихенофлор здесь появляются эпифлеоидные лишайники, представленные 4 видами — *Physcia stellaris*, *Cetraria sepincola*, *Caloplaca pyracea*, *Rinodina archaea*.

Таким образом, особенности флоры лишайников среднего течения р. Амгуэмы обусловлены равнинным характером рельефа, растительности (наличие ивняков и ерников) и умеренно континентальным климатом.

Флора лишайников окрестностей пос. Иультин

Исследуемый участок включает небольшую межгорную долину и окружающие ее с запада и востока горы, относящиеся к Иультинскому горному массиву. Сложен массив кислыми породами (песчаники, сланцы,

гранитоиды). Климат района близок к морскому (табл. 2). Растительность участка относится к основному варианту подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). В обследованном пункте большие площади заняты горными щебнистыми лишайниково-кустарничковыми и кустарничковыми тундрами, которые приурочены к вершинам и склонам гор. Лишайники представлены широко распространенными видами родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Dactylina*, *Thamnolia*, *Parmelia*, *Ochrolechia* и др. На террасах пологих склонов гор и их подножиях встречаются осоковые и пушицевые тундры. Роль лишайников в этих тундрах невелика. Из кладоний преобладают *C. amaurocraea*, *C. gracilis* var. *nigripes*, *C. cornuta* и др. Кроме кладоний, растут *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Dactylina arctica*, *Ochrolechia inaequatula*, *Icmadophila ericetorum*, *Siphula ceratites*.

Лихенофлора окрестностей пос. Иультин представлена 118 видами, относящимися к 22 семействам и 46 родам. Наиболее богато по количеству видов представлены семейства *Parmeliaceae* — 20 видов, *Lecideaceae*, *Cladoniaceae* — по 14 видов в каждом (табл. 3). Самыми большими по видовому разнообразию являются роды *Cladonia* — 11 видов, *Stereocaulon* — 10, *Cetraria* — 9 (табл. 4).

Только в этом пункте встречено 4 вида — *Rhizocarpon copelandii*, *Pseudephebe minuscula*, *Stereocaulon dactylophyllum*, *Lepraria chlorina*. Во флоре лишайников Иультина вновь отмечен океанический вид *Cladonia kanewskii*.

Для лихенофлоры этого пункта, как и для большинства конкретных флор запада Чукотского п-ова, характерно преобладание эпигейных лишайников — 53 вида, но значительна и группа эпилитных лишайников — 43 вида (табл. 5).

Конкретная лихенофлора Иультина — самая бедная из всех сравниваемых конкретных флор, что, вероятно, можно объяснить отсутствием многих типов местообитаний, однообразием состава горных пород и отчасти недостаточной изученностью этой лихенофлоры. В этом пункте бедна и флора цветковых растений. Соотношение числа видов лишайников и цветковых растений (по данным Юрцева, 1973; Катенина, 1974) во всех конкретных лихенофлорах дано в табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

Соотношение числа видов лишайников и цветковых растений в конкретных флорах запада Чукотского п-ова

Местонахождение конкретной флоры	Лишайники	Цветковые	Соотношение лишайников и цветковых
Эгвекинот	169	353	1 : 2.1
Перевал	210	310	1 : 1.5
Амгуэма	138	250	1 : 1.8
Иультин	118	150	1 : 1.2

Выводы

На основе проведенного анализа конкретных лихенофлор запада Чукотского п-ова можно сделать следующие выводы:

1) суммарный видовой состав лишайников этого района насчитывает 262 вида, относящихся к 35 семействам и 80 родам;

2) наиболее многочисленными по количеству видов во всех конкретных флорах являются семейства *Parmeliaceae*, *Lecideaceae*, *Cladoniaceae* и роды *Cladonia*, *Cetraria*, *Lecanora*;

3) почти во всех конкретных лихенофлорах запада Чукотского п-ва преобладают эпигейные лишайники. Особенно велика их роль в растительном покрове в среднем течении р. Амгуэмы, а наименьшая — в перевальной части хр. Искатень, где преобладают эпилитные лишайники;

4) анализ соотношения числа видов лишайников и цветковых растений показывает, что это соотношение приблизительно равно 1 : 1.6. Это соотношение характерно для арктических районов;

5) по видовому составу самой богатой флорой оказалась флора лишайников перевальной части хр. Искатень — 210 видов, а самой бедной — окрестностей пос. Иультин — 118 видов;

6) в лихенофлорах Эгвекинота, Перевала и Иультина встречаются океанические виды, тогда как в лихенофлоре Амгуэмы вследствие ее континентального климата эти виды отсутствуют.

ЛИТЕРАТУРА

Афонина О. М. **1974**. Характеристика некоторых конкретных бриофлор Чукотского п-ова. Бот. ж., 56, 2.

Благодатских Л. С. **1974**. Бриофлора центральной части западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л.

Городков Б. Н. **1939**. Ботанико-географический очерк Чукотского побережья. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст., каф. физ. геогр., 21.

Катенин А. Е. **1974**. Геоботанические исследования на Чукотке. 1. Растительность среднего течения р. Амгуэмы. Бот. ж., 59, 11.

Клюкин Н. К. **1960**. Прикладной климатологический справочник северо-востока СССР.

Кожевников Ю. П. **1973**. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. Бот. ж., 58, 7. — **1978**. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 1.

Локинская М. А. **1970**. Наиболее распространенные виды лишайников на северо-востоке СССР. В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск.

Окснер А. Н. **1929**. Де-що з флори обрісників Чукотського півострова. Изв. Киевск. бот. сада, IX.

Ребристая О. В. **1977**. Флора востока Большеземельской тундры.

Толмачев А. И. **1932**. Флора центральной части восточного Таймыра. Тр. Полярн. комис., 8.

Юрцев Б. А. **1970**. Ботанико-географические исследования на Чукотке. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар. — **1973**. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — **1974**. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии.

Яценко А. Я. **1963**. Основные закономерности строения рельефа Чукотского полуострова. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4.

Poelt J. **1973**. Classification. In: The Lichens. New York and London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1978.

SUMMARY

The lichens were studied in 4 sites of the Western part of the Chukotka peninsula by the method of elementary floras. The article contains the brief characteristics of the elementary lichenofloras and the list of 262 lichens.

УДК 581.5 : 582.477

В. М. Урусов

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *MICROBIOTA DECUSSATA* КОМ. (*CUPRESSACEAE*)

V. M. URUSSOV. ECOLOGO-BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *MICROBIOTA DECUSSATA* KOM. (*CUPRESSACEAE*)

Рассматриваются вопросы происхождения и расселения, становления формации, биологии и экологии *Microbiota decussata* Kom. Дана генетическая классификация ассоциаций с этим видом. Сделан вывод об уникальном почвообразовательном значении зональных зарослей микробиоты и их закономерной замене лесными ассоциациями. Нахождение микробиоты и субальпийских и бореальных видов в поясе неморальных формаций связывается с изменением климата и подъемом вертикальных растительных зон. Обоснованы реликтовость гольцового и субальпийского поясов Сихотэ-Алиня, их неизбежное поглощение горной тайгой и необходимость охраны субальпийской растительности.

Microbiota decussata Kom. — несомненно автохтонный вид пока единственного эндемичного для Сихотэ-Алиня монотипного рода. На территории, простирающейся вдоль водораздельного хребта Сихотэ-Алинь по его южным и западным отрогам, он распространен от бассейна р. Партизанской до левобережья р. Анюй — от 43 до 48°50′ с. ш. и в настоящее время известен уже более чем из 40 пунктов (рис. 1). Микробиота встречается на высотах 350 м над ур. м. (район мыса Дальнего), 400 (бассейн ключа Тигрового в системе р. Серебрянки в Сихотэ-Алинском заповеднике), около 450 (Черниговский р-н), 1550 (Лазовский р-н) и даже 1600 м (в Чугуевском р-не, на северо-западном отроге горы Облачной). Она произрастает в окружении кедрово-дубовых лесов (только на каменных развалах), ельников и каменноберезняков; типична и образует достаточно четко выраженный пояс выше лесной растительности, прежде всего на хребтах Ливадийском и Партизанском в Южном Сихотэ-Алине. По каменным россыпям вдоль склонов тальвегов здесь и на хр. Синем, в особенности на северных скатах хребтов, микробиота встречается начиная с высоты 550—700 м над ур. м. Вид приурочен в основном к россыпям верхних частей склонов и вершинам среднегорий и каменным развалам склонов высокогорий и более распространен в Южном и Среднем Сихотэ-Алине, где, очевидно, и возник на окраине лесов с участием древовидного представителя рода микробиота во время их регрессии. Эти леса включали также виды родов *Biota* D. Don, *Thuja* и *Chamaecyparis* Spach, как это имеет место в настоящее время в горах п-ова Корея и Японии, и относились к сложным формациям неморального ряда. При похолоданиях они могли непосредственно контактировать с горными тундрами и пустынями, которые расчленяли и поглощали пояса субальпийских кустарников и тайги. Субальпийский и горно-таежный пояса раньше остальных испытали нарастающее неблагоприятное влияние климата и не имели возможности спуститься вниз из-за сопротивления все еще мощного пояса неморальной растительности. Наконец, предок микробиоты мог произрастать и в верхнем поясе бореальных лесов аналогично *Thuja koraiensis* Nakai, имеющей кстати и модификацию в виде распростертой формы. Тогда представляется вероятной его принадлежность к автохтонным квазибореаль-

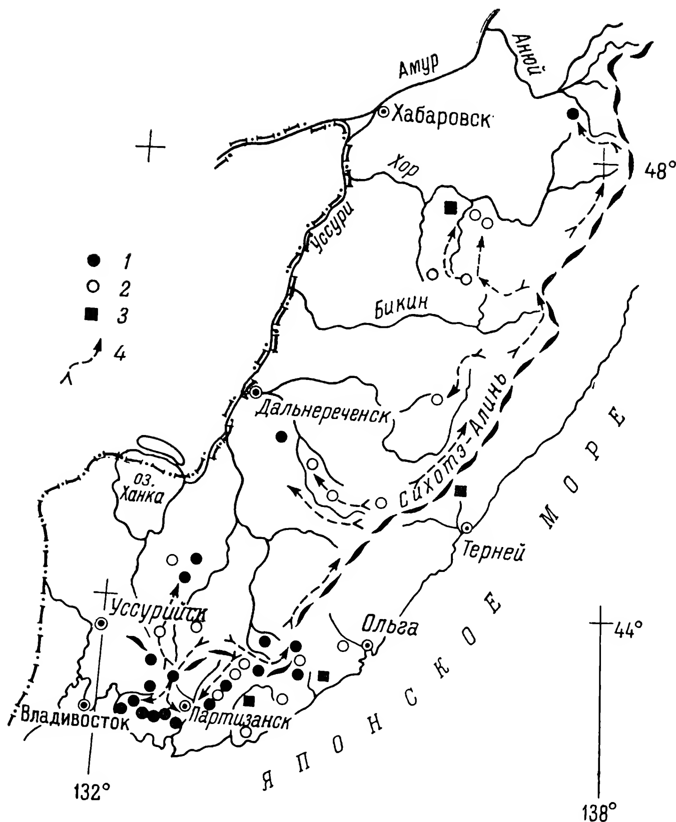


Рис. 1. Ареал *Microbiota decussata* Kom. и предполагаемые пути ее расселения.

1 — местонахождения вида, известные к 1935 г. (по работе И. К. Шишкина, 1935); 2 — местонахождения, известные к 1968 г. (по карте ареала, данной Г. Э. Куренцовой (1968а), с небольшими дополнениями главным образом за счет сборов Б. П. Колесникова, хранящихся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР); 3 — находки микробиоты после 1968 г.; 4 — предполагаемые пути расселения микробиоты в прошлом с олигоцена по верхний плейстоцен, с которого началась регрессия ареала вида.

ным элементам. Возникшая, как и кедровый стланик, из оказавшихся стойкими к зимним холодам мутаций, микробиота в этих условиях получила возможность широко распространиться. Предок микробиоты и виды родственных ей родов могли существовать на территории советского Дальнего Востока до миоцена и даже до среднего плиоцена. Это подтверждается тем, что в отложениях этих эпох встречены следы растений-доминантов, соседствующих с сообществами данных видов (Гитерман и др., 1968).

Становление микробиоты представляется аналогичным процессу вычленения кедрового стланика и других стелющихся видов хвойных, но в отличие от них микробиота — единственное звено существовавшего прежде эколого-географического ряда замещающих друг друга близких видов рода. Некоторые из них существовали в сходных с современными условиях относительно широких амплитуд температуры и влажности. Такие признаки микробиоты, как ксероморфность, стойкость к суровым зимам и дневному перегреву летом (даже на северо-восточных склонах поверхность каменных россыпей среди зарослей микробиоты нагревается до 60° и более), позволяют отнести время ее наиболее широкого распространения к периодам ксеричности климата. Они характеризовались превращением окраинных морей в замкнутые водоемы, регрессией океана, некоторым изменением режима атмосферной циркуляции, причем количество осадков на юге и юго-востоке Сихотэ-Алиня из-за смещения сюда рубежа интенсивного океанического влияния становилось минимальным (Никольская, 1972).

Учитывая закономерности распространения и расселения микробиоты

перекрестнопарной, можно сказать, что она появилась не позже олигоцена и должна быть отнесена к третичным видам. Она моложе других представителей филогенетически близких родов, например *Biota orientalis* L., а также можжевельников, и распространилась в Сихотэ-Алине, вероятно, до появления здесь кедрового стланика.

Микробиота является одним из немногих пионеров, а в ксерическом горном климате практически единственным растением-реликтом, способным к заселению холодных каменных пустынь. Почвообразовательная роль сообществ вида здесь уникальна. Современное распределение в рельефе формации микробиоты и ее фрагментов в главных чертах определяется послеледниковым изменением климата, крупной морской трансгрессией и вызванными ими вертикальным смещением растительных поясов и определенным ходом климатогенных смен типов растительного покрова в антропогене. Как и низкогорные группировки кедрового стланика и стелющихся можжевельников, ценозы с микробиотой на высотах 350—700 м над ур. м. можно рассматривать как фрагментированные шлейфы поднявшихся зон, и, кроме того, как подтверждение иного положения микробиотового пояса в прошлом.

Материалы о *Microbiota decussata* содержатся в сравнительно немногих работах (Воробьев, 1935; Шишкин, 1935; Кабанов, 1937; В. Н. Васильев, 1958; Н. Г. Васильев, Куренцова, 1960; Куренцова, 1965, 1968а, б, 1973; Пономаренко, 1961; Колесников, 1969). И. К. Шишкин, В. Н. Васильев и Г. Э. Куренцова рассматривают происхождение и становление формации микробиоты. По вопросу о месте и времени возникновения вида разногласий у этих авторов нет. Уже Шишкин (1935, с. 240), открывший данный вид для науки во время Сучанской ботанической экспедиции 1921 г. — это был третий из известных сборов, по которому и сделано описание вида (Комаров, 1923, 1934), — считает микробиоту автохтонным элементом горного Сихотэ-Алиня, возникшим, по-видимому, в миоцене, и подчеркивает, что эндемизм этого вида «древний, реликтовый». В. Н. Васильев относит появление вида к более раннему периоду, не указывая на время, а Куренцова — к олигоцену, когда «на территории Приморья наблюдалась бо́льшая, чем в сопредельных странах, ксероморфность флоры» (1973, с. 33). Мы приурочиваем становление микробиоты также к олигоцену, но при этом учитываем и особенности географического распространения вида, и способ его расселения. Однако в противоположность Куренцовой (1973, с. 33) мы ее не считаем «древнейшим представителем флоры Приморья».

Сообщества с микробиотой описаны очень подробно. Более полно из стелющихся кустарниковых зарослей Дальнего Востока изучены только кедровостланиковые ассоциации из Среднего Стихотэ-Алиня, в том числе и синузии стланика в подлеске (Колесников, 1969). В литературе есть характеристики одной (Воробьев, 1935; Колесников, 1969), четырех (Куренцова, 1968а) и пяти (Кабанов, 1937) ассоциаций с микробиотой (см. таблицу). В обстоятельной работе Шишкина (1935) детально описаны три ассоциации, находящиеся на каменных развалах, и одна расположенная по скалистым выходам в поясе тайги. Дополнительно намечены группа ассоциаций елово-пихтовых лесов с микробиотой в подлеске и ассоциация кедрового стланика с микробиотой по гребням гор. Предпоследняя в классификации Кабанова представлена двумя самостоятельными ассоциациями (4 и 5 ассоциации в таблице). В то же время 3, 4 и 6 ассоциации с микробиотой у Шишкина — группировки микробиоты с кедровым стлаником в поясе высокогорных хвойных лесов и в поясе кедрового стланика — Кабановым правомерно объединены в одну ассоциацию (I ассоциация в таблице). Интересное описание микробиотника в окружении дуба монгольского и кедра корейского приведено Куренцовой (1968а). Она отмечает, что нахождение микробиоты среди ценозов различных вертикальных поясов и ее экологическая обособленность свидетельствуют о самобытности и самостоятельности формации микробиоты, ее оторванности от генетически близких формаций во времени и пространстве.

Мы исследовали сообщества с микробиотой в 1973—1977 гг. по экологическим профилям на Южном и Среднем Сихотэ-Алине. Полученные материалы дали возможность уточнить генезис микробиоты как вида, становление ассоциаций с ней и в целом формации и выяснить отдельные вопросы экологии и биологии этого вида. Было также определено место формации микробиоты в растительном покрове края. Предложенная система рядов ассоциаций с микробиотой является и их генетической классификацией. Обобщение результатов собственных наблюдений и литературных данных позволило наметить генетический ряд коренных (узловых) и производных ассоциаций с микробиотой. Микробиотники в этих ассоциациях объединены не по характеру или возрасту каменных россыпей, на которых они располагаются (объединение по такому признаку условно и может быть достоверно установлено только для небольших участков россыпей), а по степени сложности состава растительной группировки и развитости почв (по почвообразовательному этапу).

Ассоциации с микробиотой, выделенные разными авторами к моменту наших исследований

Д. П. Воробьев (1935)	И. К. Шишкин (1935)	Н. Е. Кабанов (1937)	Г. Э. Куренцова (1968а)	Б. П. Колесников (1969)
1. Заросли по краям каменных россыпей	1. Microbiotetum schistosum — узкие полосы зарослей на скоплениях камней	1. Pumilae-pinetum fruticosum — на гребнях и южных склонах	1. Заросли по скоплениям камней	1. Ассоциация лишайникового кедрового стланика с микробиотой в субальпийском поясе
	2. Microbiotetum incendiosum — заросли на стабильных каменных полях послепожарного происхождения	2. Microbiotetum purum — плотный покров микробиоты	2. Заросли на каменных полях послепожарного происхождения	
	3. Pumilae-pineto-microbiotetum rupestre — по скалистым выходам северных склонов в поясе высокогорной тайги	3. Microbioteto-fruticetum	3. Заросли с кедровым стлаником в субальпийском поясе	
	4. Pumilae-pineto-microbiotetum — по гребням кряжей и ребрам южных склонов в поясе высокогорной тайги	4. Erinani-betuletum microbiotosum	4. Микробиотник в окружении дуба монгольского с кедром корейским	
	5. Участие микробиоты в елово-пихтовых насаждениях (група ассоциаций)	5. Piceectum microbiotosum		
	6. Pumilae-pineto-microbiotetum bergeniosum — в поясе кедрового стланика			

В этой связи необходимо подчеркнуть, что наличие каменных россыпей на вершинах Сихотэ-Алиня мы считаем явлением первичным, коренным и не согласны с Куренцовой (1973, с. 34) в том, что «во влажное и теплое время второй половины кайнозоя почти все вершины Сихотэ-Алиня были облесены». В это время горный массив в целом был выше и, несмотря на более мягкий климат, гольцы существовали, а подгольцовый пояс представлял собой изолированную от соседних восточноазиатских высокогорных растительных комплексов систему с некоторыми чертами эндемизма на подвидовом и видовом уровнях. В противном случае в Сихотэ-Алине не могло бы быть ассоциаций собственно субальпийских видов (группировки хвойных и других стелющихся кустарников и кустарничков), слагающих самостоятельный пояс выше 1000—

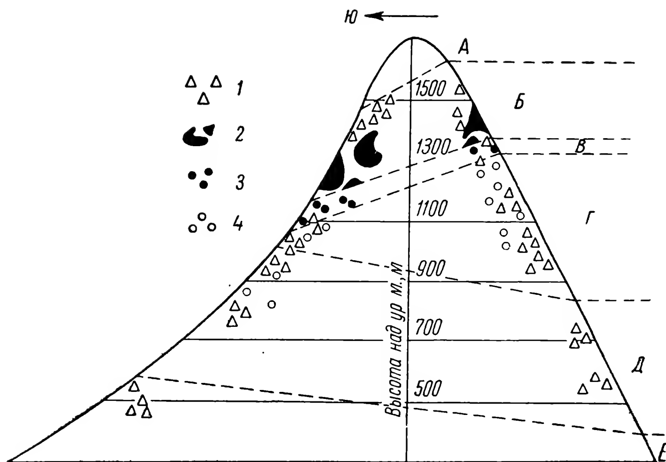


Рис. 2. Распределение ассоциаций с микробиотой в рельефе и по высотным растительным поясам в южной части Сихотэ-Алиня. Приведены типичные границы вертикальных растительных поясов.

1 — микробиота на скалах и каменных развалах, 2 — массивы микробиоты на крупных открытых пространствах, 3 — микробиота в каменноберезняках, 4 — микробиота на почвах с дифференцированным профилем под пологом елово-пихтовых лесов.
А — реликты холодных каменных пустынь; Б — стелющиеся заросли и фрагменты лишайниковых и лишайниково-моховых тундр; В — каменноберезняки; Г — елово-пихтовые леса высокогорного таежного типа с реликтовыми элементами восточно-азиатского горно-таежного флористического комплекса; Д — елово-пихтовые леса с кедром корейским, широколиственными породами и другими неморальными ценоэлементами; Е — формации неморального ряда.

1200 м над ур. м. Следовательно, каменные пустыни мы считаем реликтовым явлением и связываем их происхождение также с деятельностью ледника (Саврасов, 1949; Варфоломеева, 1957; Колесников, 1969). Можно указать, что для сохранения реликтовых россыпей и гольцов стабилизирующими и благоприятствующими факторами оказались суровость местного климата (в особенности неблагоприятный ветровой режим), крутизна и ориентация склонов, стойкость горных пород к выветриванию (Воробьев, 1935; Сочава, 1944; Пономаренко, 1961). Большие каменные развалы на склонах разных высот и экспозиций возникли вторично в результате пирогенного разрушения тайги (Шишкин, 1935; Кабанов, 1937) и водной эрозии (Куренцов, 1973), причем последняя, по нашим наблюдениям, приобретает существенное значение только на гарях.

Но и нахождение микробиоты в поясе кедрово-широколиственных лесов и в целом на небольших высотах и вообще очень низкое нестабильное положение субальпийского пояса и верхней границы леса (рис. 2) можно объяснить единственно молодостью ценозообразовательного процесса в горах Сихотэ-Алиня и на обширных территориях юга Дальнего Востока. Ведь даже на Алтае и в Саянах — горных странах с более суровым климатом, во-первых, отчетливо выражены высотные растительные пояса, а во-вторых, граница леса проходит гораздо выше, чем в Приморье (Цепляев, 1961, и др.).

Монодоминантные сообщества микробиоты занимают иногда значительные площади, покрывая сплошь 1—3 га (хр. Ливадийский). Чередуясь с обнажениями камней или древесно-кустарниковой растительностью, они стелются по каменным россыпям на протяжении многих километров (рис. 3). Водой микробиота обеспечивается здесь за счет конденсации влаги на камнях. Почвы под сообществами проходят только первые этапы формирования. По химизму почвы близки к бурым горно-лесным неоподзоленным. Они «как бы подвешены в воздухе и аэрируются сверху и снизу» (Богатырев, 1954, с. 39). В условиях периодической летней и годичной ксеричности сообщества микробиоты являются мощнейшими почвообразователями и превосходят в этом отношении другие кустарники и кустарнички, лишайники и травы. В заселении находящегося здесь необычно

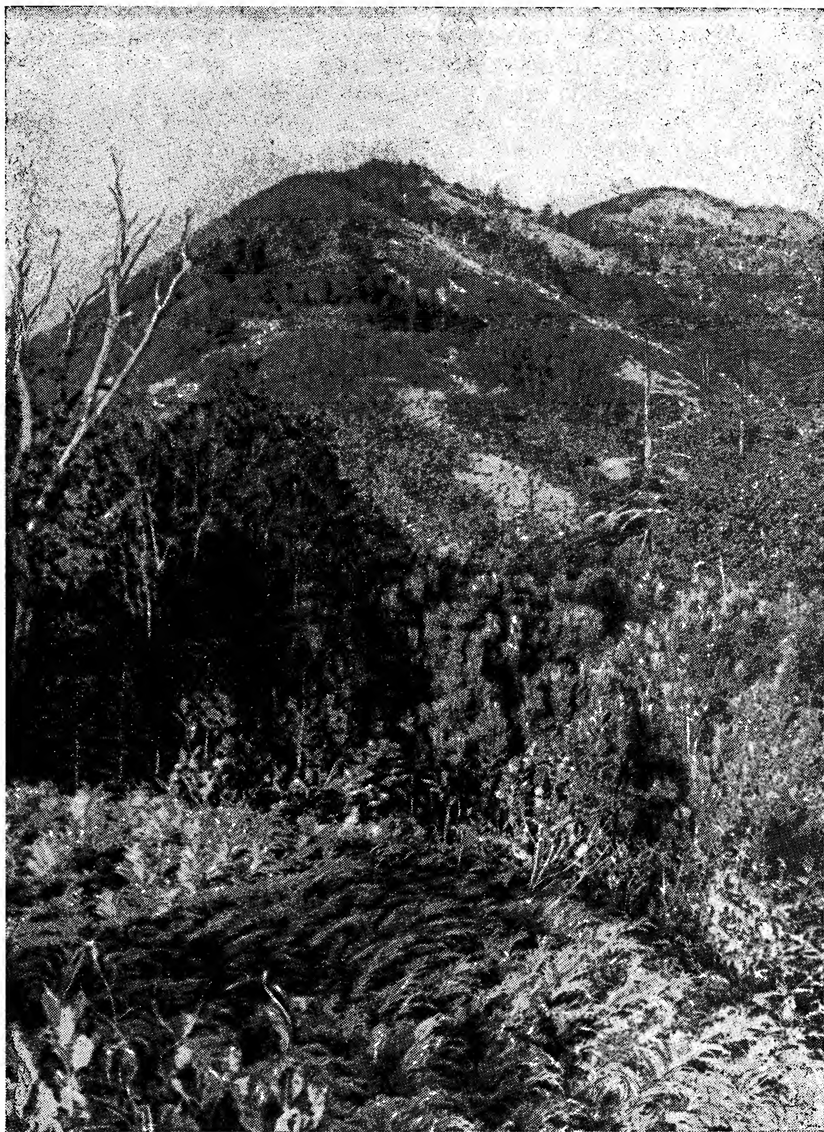


Рис. 3. Ассоциации микробиотовой формации на хребте Ливадийском (Южный Сихотэ-Алинь).

На переднем плане кедровостланиково-кустарниковый микробиотник.

низко гольцового пояса и его фрагментов им предшествуют только лишайники. Вслед за микробиотой под пологом ее старых зарослей поселяются другие растения. Однако севернее, начиная уже с центральной части Среднего Сихотэ-Алиня, условия горных каменных россыпей становятся более благоприятными для кедрового стланика; перепады температур и влажности там менее резки. Здесь наблюдаются как чередование синузий видов, так и образование подъяруса микробиоты в зарослях стланика.

Россыпи с отдельными участками *Microbiota decussata*, *Sorbaria sorbifolia* (в западинах), *Rubus komarovii*, *Lonicera maximowiczii* и *L. edulis* с микробиотниками, отчасти имеющими в составе указанные кустарники, а также *Alnus manshurica* и *Echinopanax elatum*,[1] занимают только на хр. Ливадийском около 1000 га площади, расположенной преимущественно

[1] Названия растений приведены по «Определителю растений Приморья и Приамурья» Д. П. Воробьева, В. Н. Ворошилова, П. Г. Горового и А. И. Шретера (1966).

на крутых южных и западных склонах и могут быть окружены каменно-березово-елово-пихтовыми лесами. В подлеске этих лесов на контакте с россыпями присутствует узкий пояс микробиоты (ассоциация Microbiotetum schistosum, по Шишкину), растущей в сторону россыпей и укореняющейся на них. Под пологом леса вдоль пояса микробиоты (Piceetum или Ermani-betuletum microbiotosum, по Кабанову) иногда сохраняются синузии кедрового стланика, плодоносящего исключительно в прогалинах. Его остатки встречены и среди других ассоциаций микробиоты — Pumilae-pineto-microbiotetum rupestre (по Шишкину) или Pumilae-pinetum fruticosum (по Кабанову). В целом на каменных полях хр. Ливадийского микробиота устойчивее *Pinus pumila* и других кустарников и жизнеспособнее их. Обнаженные россыпи склонов здесь образовались на гарях микробиоты и кедрового стланика. Только у вершин хребтов идет первичное надвигание микробиоты на реликтовые горные тундры и пустыни.

Микробиота вместе с *Echinopanax elatum*, *Syringa wolfii*, *Lonicera edulis* входит в состав подлеска мелкотравно-зеленомошного пихтово-елового леса на склонах разных экспозиций. На южных склонах вместе с ней отмечены *Rosa ussuriensis*, *R. davurica* и *R. acicularis*. Жизнеспособность, развитие и семеношение микробиоты здесь определяются освещенностью: при сомкнутости древесного яруса (полога крон) 0.7 и выше хвоя ее живет 2—3 года (на россыпях свыше 10 лет), семеношение отсутствует, хотя годичные приросты ветвей достигают 3—7 см. На пологих участках вершин гор отмечены и каменноберезняки-микробиотники (гора Лысая Спасская, где сомкнутость подлеска из микробиоты 0.7—1.0, а ветви микробиоты поднимаются до высоты 1 м и успешно семеносят). Каменноберезняки-микробиотники встречаются также в подгольцовой полосе южных склонов и могут образовывать узкие ленты вдоль гребней хребтов (Кабанов, 1937).

Наблюдения за посадками хвойных кустарников под пологом леса, заложенными В. К. Василюком в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР, и за растениями в естественных ценозах позволили сделать предварительный вывод о том, что из всех стелющихся хвойных, произрастающих на юге Приморья, наиболее светолюбивой является микробиота. По этому признаку здесь ей почти равноценен (несколько теневыносливей) можжевельник сибирский. За ним по степени нарастания теневыносливости идут кедровый стланик и можжевельник даурский из материковых популяций.

Динамику ценозов с преобладанием или участием микробиоты можно представить следующим образом: микробиота, надвигаясь на горную лишайниковую тундру и реликтовые каменные пустыни, формирует почву; под пологом микробиоты селятся мхи, *Vaccinium vitis-idaea*, *Bergenia pacifica*, другие кустарнички, кустарники (*Rhododendron mucronulatum*, *Rh. sichotense*, *Ledum macrophyllum*, *Lonicera edulis*, *L. maximowiczii*, *Syringa wolfii* и т. д.), травы; в сообщества с доминированием микробиоты последовательно внедряются *Betula lanata*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Sorbus amurensis*, *Acer ukurunduense*, *Salix hultenii* и другие бореальные древесные породы, иногда *Pinus koraiensis* и *Quercus mongolica*; формируются каменноберезняки с микробиотой, в которых постепенно возрастает роль хвойных пород, и, наконец, образуется таежная растительность с постепенно отмирающими синузиями микробиоты, чьи масса ветвей и семеношение в 10—40 раз меньше, чем на открытых пространствах. Микробиота может вновь появиться здесь только после сильных пожаров, путем надвигания микробиотников с россыпей или восстановления микробиоты за счет сохранивших всхожесть семян. Распространение семян микробиоты ветром, на которое указывал Шишкин, возможно только на расстояние менее 1 м, поэтому нельзя говорить о поселении микробиоты на новых территориях благодаря распространению семенами. На новые площади она может только медленно надвигаться. Кусты растут звездообразно; на свободных хорошо освещенных участках разрастание идет равномерно по всем направлениям. На местах, где

сгорают длительно существующие микробиотовые ассоциации, а тем более разнокустарниковые заросли с микробиотой, одновременно с микробиотой в большей или меньшей степени восстанавливаются и идущие за ней виды, в том числе деревья. В этом случае ускоряется формирование вновь низкопроизводительной тайги, а иногда возникают лиственничники с микробиотой в подлеске (Васильев Н. Г., Куренцова, 1960) и иные производные ассоциации.

Микробиота — однодомный кустарник. Мужские стробилы расположены у него в нижней части ветвей, что затрудняет опыление в годы с особенно высокой влажностью в мае, а также у растений, произрастающих на небольших полянах и прогалинах в лесу или растущих в подлеске. Созревающие и высыпающиеся в конце августа—начале сентября или в аномально влажные годы в середине—конце сентября семена микробиоты лишены летательных и других приспособлений для распространения и остаются в пределах ее зарослей. Прорастают семена почти исключительно после пожаров. Отмеченный Шишкиным самосев в сомкнутых зарослях нами пока не встречен, и, видимо, он очень редок. Запасы семян в гумусовом слое могут быть значительными. В монодоминантных синузиях микробиоты на высоте 900—1200 м над ур. м., где вес 1 тыс. семян в среднем равен 6—9 г, на 1 м^2 ежегодно образуется от 45 (150) до 700 (836) выполненных семян общим весом 1—5 (7.5) г. На высоте 450—700 м в 1973 г. вес 1 тыс. семян составил лишь 4.7 г. На 1 м^2 здесь учтено от 50 до 700 семян общим весом 0.3—3 г.

Вес семян микробиоты существенно варьирует по годам, что связано с величиной влажности. Он был минимальным в сухом 1973 году — вес 1 тыс. семян на горе Хуалаза на высоте свыше 1100 м над ур. м. составил 6.5 г; во влажные же шестидесятые годы он достиг здесь 10.14—11.9 г. В 1976 г., когда влажность была средней, вес 1 тыс. семян на горе Хуалаза равнялся 9.355 г, причем в расчете на 1 га их число составило 2750—2900 тыс. штук, или 25.7—27.0 кг. На 1 м^2 массива микробиотовых ассоциаций было по 275—290 полнозернистых семян. Вес семян микробиоты, растущей в низкогорьях, всегда меньше. Крупные монодоминантные массивы микробиоты дают больше семян, среди них высока доля выполненных семян. Так, в 1976 г. на горе Хуалаза на небольших полянах полнозернистых семян микробиоты было 11—52% от общего числа, в то время как в поясе микробиоты их доля составила 97%. Годы, когда образуются преимущественно неполноценные семена, редки. Это явление, на наш взгляд, вызывается туманами и дождями, нарушающими нормальный ход опыления. В Южном Сихотэ-Алине такие семена образовались в массе в 1975 г.; ему предшествовало не менее 5 лет, когда семена нормально развивались.

Возобновление микробиоты нами изучалось на участках, пройденных пожарами разной интенсивности. К гарям после слабых пожаров отнесены такие, на которых сохранились ветви микробиоты с диаметром 0.3 см, после средних — с сохранившимися ветвями диаметром 1.5—2 см. После сильных пожаров остаются лишь ветви 1-го порядка с диаметром свыше 2 см. Успешность восстановления вида на гарях находится в обратной зависимости от силы и устойчивости огня, поэтому особенно губительными для микробиоты являются поздневесенние пожары.

После уничтожения зарослей слабыми палами начинается энергичное возобновление микробиоты, причем на западных и юго-западных склонах может появиться до 30 тыс. молодых растений на 1 га. После палов средней силы на обширных площадях вновь обнажившихся россыпей учтено до 10—12 тыс. экземпляров возобновленной микробиоты на 1 га (рис. 4). В этих случаях микробиота быстро смыкается, но даже слабое семеношение начинается только в возрасте 14—17 лет. Повторные пожары вызывают новые волны возобновления, постепенно истощая почвенный резерв семян: на горе Лысой Спасской после второго пожара появилось до 6 тыс. растений на 1 га, после третьего — 1.5—2 тыс. Именно с истощением почвенного запаса семян мы связываем отсутствие микробиоты



Рис. 4. Гарь микробиоты восьмилетней давности на юго-западном склоне у вершины горы Лысой Спасской (Спасский р-н).

Возобновление микробиоты происходит между ее отмерших ветвей. В пересчете на 1 га учтено 10 тыс. экземпляров возобновленной микробиоты. Интенсивность пожара была средней.

на большей части вторичных каменных россыпей Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. Устойчивые пожары, после которых сохраняются только ветви микробиоты с диаметром 5 см, формируют слабо восстанавливающиеся гари — здесь наблюдается 0.3—1.2 тыс. экземпляров микробиоты на 1 га; гумус и семена, находящиеся в нем, в основном сгорают. На южных склонах с крутизной более 35° гари восстанавливаются слабо, но здесь остаются участки не уничтоженных старых зарослей. Интенсивность пожаров зависит от влажности микробиотников и гумуса, поэтому микробиота, произрастающая у леса, где влажность больше, может сохраняться или лучше возобновляться. Малочисленно возобновление микробиоты и на гарях лесов, где она присутствует в подлеске. Это вызвано малым запасом всхожих семян в почве.

В целом вид успешно возобновляется лишь примерно на 1/4 площади гарей. Для вторичного заселения каменных россыпей ему даже при наличии поблизости живых семеносящих растений потребуются столетия, так как микробиота распространяет свои семена и занимает территорию только в процессе роста ветвей. Ежегодно она может продвигаться не более чем на величину среднего прироста ветвей в длину, т. е. на несколько сантиметров. В этой связи становятся понятными сохранение всхожести семян в течение длительного времени и возможность прорастания только после уничтожения материнских зарослей.

В лабораторных условиях период прорастания семян микробиоты равен 17—28 месяцам. Наличие растянутого периода прорастания и тот факт, что рост проростков стимулируется относительно низкими температурами (данные группы по исследованию семян Ботанического сада ДВНЦ АН СССР), мы рассматриваем как одно из оснований для отнесения микробиоты к коренным элементам субальпийского пояса юга Дальнего Востока. Однако филогенетическая связь микробиоты с неморальными элементами (Васильев В. Н., 1958; Куренцова, 1968) является при этом несомненной.

Лучшими для роста микробиоты среди елово-пихтовых лесов являются каменные россыпи площадью около 0.5—1 га. Приросты ветвей микро-

биоты в длину достигают здесь 150, по диаметру — 1 мм в год. В крупных микробиотовых массивах прирост ветвей соответственно 50—80 и 0.5—0.6 мм (как это отмечено и Шишкиным). В пихтово-еловом лесу с каменной березой при сомкнутости крон 0.6—0.8 ветви вырастают в длину на 25—70 и в диаметре на 0.3—0.5 мм ежегодно. Таким образом, микробиота растет быстрее, чем это полагали Пономаренко (1961) и Куренцова (1968а, б). Максимальная высота, какой достигают ее ветви, отмечена в микробиотово-разнокустарниковых группировках распадков и составляет 1.5—1.7 м.

Ветви микробиоты обладают ярко выраженной способностью к укоренению, но придаточные корни у них образуются не по всей длине, причем частота узлов укоренения зависит от влажности местопроизрастаний. Обычно укореняются ветви 1-го порядка, но в тенистых зеленомошных лесах северных склонов наблюдалось также укоренение ветвей 2-го и 3-го порядков. Под пологом леса и в монодоминантных зарослях северных склонов ветви укореняются в среднем через 1—1.5 м. В микробиотниках южных склонов на высоте свыше 1000 м над ур. м. — через 1.5 м. На высоте 450—500 м над ур. м. способность к укоренению ветвей ослабевает. Здесь в микробиотниках южных склонов ветви укореняются через 3—4, а в зарослях с кустарниками — через 2.5—3 м. Максимальная отмеченная нами длина ветвей — 6—7 м, диаметр — 9—11 см (хр. Ливадийский) и 16 см (юго-западные отроги Сихотэ-Алиня). Возраст отдельных растений достигает 150—230 лет.

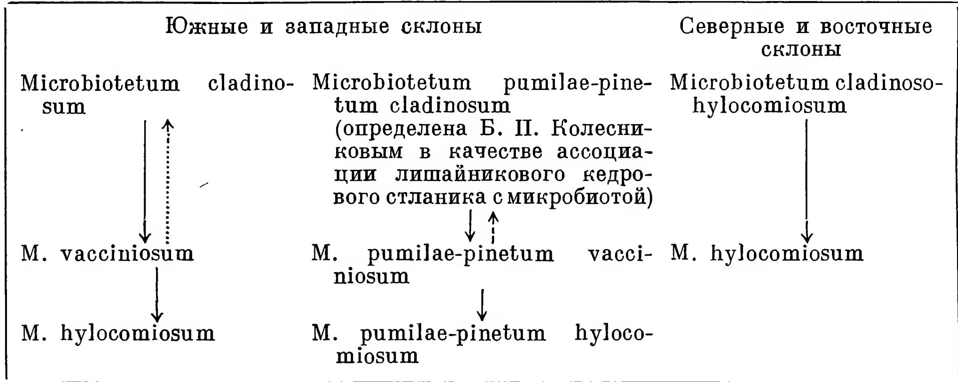
Способность к вегетативному размножению в условиях перегревающихся и периодически подвергающихся иссушению южных склонов и гребней свидетельствует об исключительно сильном преобразовании микробиотой внутрисинузиального климата по сравнению с микроклиматом окружающего пространства в сторону снижения температуры и повышения влажности. Вид успешно размножается однолетними зелеными (Докучаева, 1967), а по нашим данным — и многолетними черенками. Из черенков даже без применения стимуляторов можно получить в массовом количестве посадочный материал микробиоты. Сотрудница Ботанического сада ДВНЦ АН СССР В. Д. Швыдкая получила и семенное потомство вида. Для этого собранные в конце августа семена были сразу же высеяны в грунт.

Микробиота пригодна для садовых посадок на Дальнем Востоке и имеет особенно декоративный вид на альпийских горках (Куренцова, 1968а; Урусов, 1973, 1975). Видимо, ее интродукция в континентальные районы с достаточно жарким летом будет успешной. Так, по нашим наблюдениям, в дендрарии НИИ садоводства Сибири им. акад. М. А. Лисавенко в г. Барнауле микробиота растет и развивается даже несколько лучше, чем во Владивостоке. И хотя величина наибольшего годичного прироста ветвей в длину примерно такая же (170 мм против 180—200 мм во Владивостоке), средний прирост достоверно больше (около 130 мм против 80).

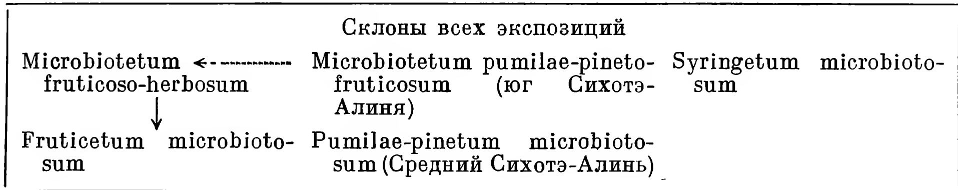
Фитоценозы с микробиотой принадлежат к шести формациям: микробиотовые заросли, кедровостланиковые леса, субальпийские разнокустарниковые заросли, каменноберезняки, горные елово-пихтовые леса, широколиственно-кедровые леса. В последней формации фрагменты микробиоты незначительны. По величине роли микробиоты в сообществах, т. е. главным образом по ее участию в почвообразовательном процессе (степени сформированности почв), ассоциации с ней объединены в 3 группы (см. схему, одновременно являющуюся генетической классификацией типов фитоценозов с микробиотой с указанием основных и возникающих в процессе пирогенных коротковосстановительных смен производных ассоциаций). В первой группе микробиота является главнейшим почвообразователем, доминирует. Других кустарников здесь почти нет, а кустарничков и трав не более 10—15 видов. В этой группе ассоциаций отмечены лишайниковый микробиотник, который на северных склонах является

по существу зеленомошниково-лишайниковым, а также брусничный и зеленомошниковый, представляющие последующие стадии развития лишайникового микробиотника по мере накопления гумуса и стабилизации водного режима. На переходной к Среднему Сихотэ-Алиню территории в группе преобладают микробиотово-кедровостланиковые ассоциации. На хр. Ливадийском они встречаются исключительно в виде небольших выделов по вершинам (гора Пидан); при пожаре теряют кедровый стланик.

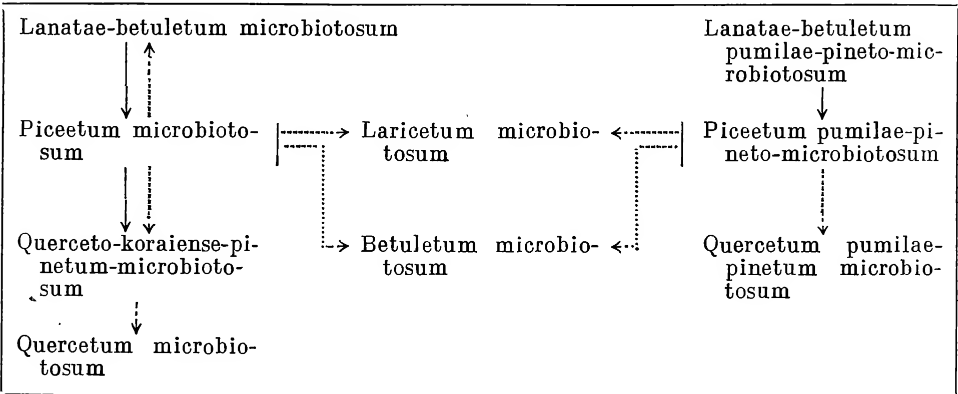
Microbioteta



Microbioteto—fruticeta



Microbioteto—arboreta



Примечание. Смены в ходе естественных процессов почво- и ценозообразования обозначены сплошными стрелками, в ходе пожаров — пунктирными. Переход преобладания к дубу связан с послепожарными сменами в ассоциациях южных и западных склонов.

Во второй группе — микробиотово-кустарниковых зарослях — также присутствуют брусника, бадан, мхи и частично лишайники, но появляются бореальные и неморальные травы; разнообразны здесь сопутствующие кустарники, а участие микробиоты при нормальном развитии со временем становится второстепенным. Доминирование зачастую переходит к багульникам, рододендронам, таволгам, рябиннику, сирени Вольфа, а в Среднем Сихотэ-Алине — к кедровому стланику. Пожары здесь приводят

к сегрегации состава и вторичному доминированию микробиоты. Группа четко выражена в Среднем Сихотэ-Алине.

В третьей — микробиотово-древесной группе ассоциаций — идет становление высокорослого высокопродуктивного леса — от каменноберезового криволесья с микробиотой до микробиотового ельника, причем класс бонитета повышается с V—Va до III. Пожары приводят к замене микробиотового ельника снова каменноберезняком или, как это наблюдалось в Среднем Сихотэ-Алине, фрагментами микробиотовых лиственничника и белоберезняка (*Larix×maritima* и *Betula manshurica*). На южных склонах хр. Ливадийского микробиотовые ельники вследствие пирогенных смен заменяются дубняками с кедровым стлаником и микробиотой в подлеске. На хр. Синем существуют фрагменты микробиотового кедродубняка. Из видов микробиотово-кустарниковых зарослей под пологом леса получают развитие теневыносливые и тенелюбивые, размножающиеся вегетативно — прежде всего это *Echinopanax elatum* и в какой-то мере *Spiraea betulifolia*. Довольно постоянно участие *Syringa wolfii*, *Acer ukurunduense*, *Sorbus schneideriana*, а при увеличении сомкнутости древостоя исчезают и многие другие кустарники. На стыке микробиотовых каменноберезняка и ельника южного склона (в них присутствует дуб монгольский) подлесочный и травяной ярусы обогащаются видами неморального ряда, например *Berberis amurensis* и *Convallaria keiskei*. В кедродубняке с микробиотой имеет место комплекс бореальных и неморальных элементов, представленных в нижних поясах отдельными синузиями. В полосе микробиотово-древесных ассоциаций южных склонов идет развитие и брусничников. Брусничные типы леса более всего выражены в Среднем Сихотэ-Алине, но непосредственно рядом с микробиотово-древесными ассоциациями они пока отмечены только на северном склоне горы Хуалаза (бруснично-бадановый каменноберезово-белопихтовый лес) и как фрагмент в бассейне р. Черниговки.

Продолжительность жизни ассоциаций с микробиотой и их групп обратно пропорциональна степени развития и дифференцированности почвы под ними, скорости почвообразовательного процесса, интенсивности продуцирования ими органического вещества и автономности микроклиматического режима. Ассоциации микробиотников (1 группа) существуют века, микробиотово-кустарниковые заросли (2 группа ассоциаций с микробиотой) — 1—2 столетия, каменноберезняки с микробиотой (3 группа) — десятилетия или столетия, ельники с микробиотой (тоже 3 группа ассоциаций) — менее 100 лет — в течение жизни одного поколения микробиоты.

Повсеместно на территории юга Дальнего Востока пожары не только тормозят и прекращают почвообразовательный процесс и обеспечивают аномально длительную стабильность простых по составу зарослей на каменных россыпях, но и убыстряют, облегчают климатогенные смены в одних случаях ксерофильных и ксеромезофильных пород (некоторые можжевельники, микробиота, настоящие сосны в Сихоте-Алине) гигромезофитами и гигрофитами (ели и пихты), иногда даже мезофитами (кедр корейский), в других, наоборот, убыстряют замену требовательных к влаге лесообразователей мезофитами и видами, имеющими широкие экологические амплитуды. В целом в процессе пожаров ослабляется устойчивость прежде всего менее соответствующих современному климату формаций и создается возможность для внедрения в их ассоциации генетически чуждых видов, которые приходят на смену первоначально доминировавшим растениям. Однако в собственно микробиотниках, задерживая почвообразование, пожары играют и стабилизирующую роль.

Для Сихотэ-Алиня пожары являются фактором, под влиянием которого формировался особый тип субальпийской растительности со своеобразным характером возобновления — прорастание семян после пожаров.

В сформировавшихся фитоценозах высокополнотного леса микробиота исчезает. Микробиотовые типы леса развиваются в парковые высокотравно-кустарниковые ельники, мелкотравно-зеленомошные и их южный

сихотэ-алиньский вариант — заманиховые ельники (Воробьев, 1935), а когда нормальный ход лесообразования задерживается и нарушается — в лещинные кедро-дубняки с липой и примесью таежных пород. При этом продуктивность сообществ и древостоев постепенно повышается.

Как уже сказано, микробиота распространяет семена только в процессе роста и, следовательно, скорость ее расселения даже в лучшем случае не превышает скорости удлинения ветвей. Вид, по нашему мнению, продвигался вдоль главного водораздела Сихотэ-Алиня, хребтов Ливадийского, Пржевальского, Синего и Партизанского (рис. 1), очевидно, по полосе не ниже 200—300 м над ур. м. Весьма вероятно становление микробиоты как вида на водоразделе древних бассейнов рек Партизанской и Уссури. На путях распространения микробиоты в таежном и субальпийском поясах будут, несомненно, найдены новые места произрастания вида.

В зоне «жесткой погоды» гольцов (Сочава, 1944) преимуществом микробиоты является ее надвигание на каменные развалы плотными синузиями, в которых создается автономный микроклимат. Водно-минеральное питание микробиоты здесь сначала обеспечивается за счет участков с уже сформированным мелкоземом, что очень важно, а сколько-нибудь существенный темп почвообразования обусловлен присутствием микробиоты и ее жизнедеятельностью. Как и кедровый стланик (Гроссет, 1959 и др.), она обладает биологическими приспособлениями к экстремальным условиям, в том числе — осенним поникаиием ветвей, ложащихся на россыпи и перезимовывающих под снегом.

Современное распространение связанных с субальпийским и отчасти альпийским поясами и бореальными формациями хвойных кустарников и других растений позволяет сделать вывод, что в период похолоданий, синхронных последним оледенениям антропогена и регрессиям океана, территория края в ее нынешних границах была занята горными тундрами и сплошными поясами субальпийских кустарников и тайги, фрагменты которых еще встречаются вкрапленными в формации нижележащих поясов. Изменение климата вызвало передвижение флористико-фаунистических комплексов и подъем верхней границы растительности в целом и ее вертикальных поясов в частности. Надвигание субальпийских кустарников на гольцы и лесов на разного рода стланиковые заросли продолжается и сейчас, а скорость этого процесса определяется темпом почвообразования в конкретных условиях среды.

В связи с подъемом к вершинам границ поясов стланиковых и кустарниковых формаций и верхней границы леса альпийский пояс на юге материковой части Дальнего Востока не развит и представлен фрагментами горных лишайниковых и лишайниково-моховых тундр и синузиями трав, организованными до некоторой степени аналогично альпийским лугам на месте сгоревших стланиковых и высокогорных таежных лесов. Такие особенности почвообразования и формирования растительного покрова в горах в сущности пока не способствуют образованию вертикальной зоны альпийских лугов.

Однако пояс каменных пустынь — гольцовый — выражен в основном отчетливо, а «следами» (разрозненные глыбистые поля, в каждом случае занимающие территорию примерно до 1 га) представлен только в советской части Восточно-Маньчжурской горной страны.

В Южном Сихотэ-Алине климат гольцового пояса отличается от климата горных хвойно-широколиственных лесов, в том числе кедрово-широколиственных, незначительно: среднемесячная температура воздуха летом здесь ниже на 1—2°, а поверхности почвы — на 0.5—6°, чем в поясе смешанных лесов маньчжурского типа, при повсеместно достаточно высоких значениях температур (Таранков, 1974). Климат пояса горных тундр и пустынь соответствует климату южной подзоны тайги; на высоте свыше 1000 м над ур. м. продолжительность периода вегетации более 110—130 дней, сумма положительных температур превышает 1500°, годовые осадки составляют 700—1000, а за время вегетации — 500—700 мм.

Даже в Среднем Сихотэ-Алине на высоте 1570 м над ур. м. безморозный период длится 96 дней, средняя температура года — 5.2°, июля +13° (рассчитано по «Справочнику по климату СССР», 1971), что еще позволяет существовать здесь таежной растительности. Следовательно, эдафические факторы, в частности отсутствие почв, не только препятствуют продвижению леса вверх, но и в целом сдерживают лесообразование в реликтовых субальпийской и гольцовой зонах, тем самым поддерживая существование микробиотового пояса.

Исходя из климатических характеристик, использованных Б. А. Ивашкевичем (1933) при выделении зон маньчжурской флоры, можно предполагать, что при сохранении современного климата на юге горной страны леса собственно маньчжурского типа потенциально достигнут 900—1200 м над ур. м., поглотив ряд ассоциаций елово-пихтовых лесов с маньчжурскими древесными породами и эндемичными и реликтовыми видами растений. В то же время тайга сместится вверх и по крайней мере в виде криволесий выйдет на горные вершины. Сообщества субальпийских кустарников смогут сохраниться лишь на ветробойных участках у вершин.

Микробиота и кедровый стланник — сугубо пионерные растения. Видимо, большинство горных почв Сихоте-Алиня прошло первые этапы формирования в их зарослях, а частично и в группировках можжевельников сибирского и даурского. Эти почвы геологически молоды, легко уничтожимы и восстанавливаются лишь при участии видов растений, синузии которых обладают специфическим микроклиматом, за длительные периоды времени.

Исходя из вышесказанного, можно сделать следующие выводы:

1. *Microbiota decussata* является автохтонным элементом сихотэ-алинского субальпийского пояса и сформировалась в условиях широкого колебания климатических факторов и эпизодических пожаров.

2. Микробиота распространяет семена только в процессе роста и способна к укоренению ветвей, улучшающемуся с нарастанием влажности воздуха. Семена прорастают после пожаров, что является необходимым условием для сохранения формации. Семеношение ежегодное, а в ценозах с доминированием микробиоты — обильное.

3. На гарях ассоциаций с микробиотой, если пожары не приводят к выгоранию большей части гумуса, микробиота восстанавливается успешно. Повторные пожары истощают запас ее семян в почве и приводят к исчезновению вида.

4. Уничтожение исключительно мощного почвообразователя — микробиотников — приостанавливает развитие почв или же задерживает его на столетия.

5. В естественных зарослях приросты ветвей микробиоты в хороших условиях достигают в длину 150, в диаметре — 1 мм в год. Наибольшие учтенные нами: длина ветвей — 7 м, диаметр — 11—16 см, возраст — 230 лет.

6. Пионерная формация микробиоты имеет тенденцию к распространению вверх, к гребням хребтов. Это связано с общим процессом надвигания растительности, прежде всего субальпийской и таежной, на реликты холодных каменных пустынь в результате послеледникового потепления климата. Для территории юга Сихотэ-Алиня почвообразовательное значение микробиоты уникально. В более ровном горном климате в этом отношении получают преимущество кедровый стланик и некоторые виды можжевельника.

7. Ход почво- и лесообразования таков, что в процессе климатогенных смен типов растительности и формаций микробиота и сообщества с ней закономерно сменяются лесами таежного типа, при этом пихта и ель внедряются в микробиотники.

8. Продолжительность существования ассоциаций с микробиотой сокращается по мере их усложнения и ускорения почвообразовательного процесса и измеряется в исходных ассоциациях тысячелетиями и веками (несколько поколений микробиоты), а в завершающих генетический

ряд — столетием или десятилетиями (обычно менее одного поколения). Соответственно убывают и площади, занимаемые сообществами с микробиотой.

9. Нахождение микробиоты, других субальпийских растений и в целом их пояса на разных высотах над уровнем моря связано с темпом почвообразовательного процесса в конкретных местопроизрастаниях и значительно более широким, чем современное, распространением их зарослей на юге Дальнего Востока в один из периодов плейстоцена.

10. Современные климатические условия Сихотэ-Алиня способствуют перемещению растительных поясов на более значительные высоты и поглощению гольцов в основном горной тайгой. Хотя влияние местного климата сказывается на характере растительности очень существенно, но в конечном итоге не режим ветров и распределение снежного покрова (Воробьев, 1953; Колесников, 1969), а особенности филоценогенеза и климатогенных гологенетических смен доминант определяют положение высотных поясов растительности и границы леса.

11. Значение пожаров двойственно: они консервируют кустарниковые заросли и каменные развалы, в то же время ускоряют климатогенные смены и обеспечивают парадоксальное соседство неморальных и субальпийских комплексов, что отмечено еще Н. Е. Кабановым (1937).

12. Своеобразие горной растительности Сихотэ-Алиня — наличие «теплолюбивых растений южных элементов» типа заманихи, сирени Вольфа, некоторых лиан (Воробьев 1935; Кабанов, 1937; Куренцова, 1973) связано по нашему мнению не с древними консолидациями флористических комплексов и флор, как считает Г. Э. Куренцова (1973), а с меньшей сегрегацией тургайской таежной растительности и с ее длительным непрерывным развитием.

ЛИТЕРАТУРА

Богатырев К. П. 1954. Почвы зарослей микробиоты. Сообщ. ДФ АН СССР, 6.

Варфоломеева Э. Н. 1957. Древнее оледенение хребта Тардоки-яни (Северный Сихотэ-Алинь). Изв. ВГО, 89, 6.

Васильев В. Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. В кн.: Материалы по флоре и растительности СССР, 3. М.—Л.

Васильев Н. Г., Г. З. Куренцова. 1960. Поясность растительного покрова на горе Ко в Среднем Сихотэ-Алине. Комаровские чтения. ДФ СО АН СССР, 8.

Воробьев Д. П. 1935. Растительный покров Южного Сихотэ-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем. Тр. ДФ АН СССР, сер. бот., 1.

Гитерман Р. Е., Л. В. Голубева, Е. Д. Заклинская, Е. В. Корнева, О. В. Матвеева, Л. А. Скиба. 1968. Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. Тр. Геологич. инст. АН СССР, вып. 177.

Гроссет Г. Э. 1959. Кедровый стланик. В кн.: Мат. к познанию флоры и фауны СССР. Изд. МОИП нов. сер., отд. бот., 12 (20).

Докучаева М. И. 1967. Вегетативное размножение хвойных пород.

Ивашкевич Б. А. 1933. Дальневосточные леса и их промышленная будущность.

Кабанов Н. Е. 1937. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня. Тр. ДФ АН СССР, сер. бот., 2.

Колесников Б. П. 1969. Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня.

Комаров В. Л. 1923. О некоторых новых азиатских голосеменных. О новом роде голосеменных *Microbiota*. Бот. мат. гербария Глав. бот. сада, 4, 23—24. — 1934. Флора СССР. I.

Куренцов А. И. 1973. Мои путешествия.

Куренцова Г. Э. 1965. Растительный покров приуссурийской части правобережья Среднего Амура. — 1968а. Реликтовые растения Приморья. — 1968б. Растительность Приморского края. — 1973. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья.

Никольская В. В. 1972. Морфоскульптура бассейна Амура.

Пономаренко В. М. 1961. О динамике верхней границы леса в горах Южного Сихотэ-Алиня. Изв. СО АН СССР, 5.

Саврасов Н. П. 1949. О следах древнего оледенения в южной части Дальнего Востока. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. 1. Хабаровск.

Сочава В. Б. 1944. Причины безлесья гольцов Восточной Сибири и в Приамурье. Природа, 2.

Справочник по климату СССР. 1971. Вып. 26. Приморский край, ч. 1.

Таранков В. И. 1974. Микроклимат лесов Южного Приморья.
Урусов В. М. 1973. Результаты и перспективы культуры хвойных в Приморье. В кн.: Природа и человек. Владивосток. — 1975. Использование хвойных пород в декоративных посадках Приморского края. В кн.: Озеленение городов Дальнего Востока. Владивосток.
Цепляев В. П. 1961. Леса СССР.
Шишкин И. К. 1935. *Microbiota decussata* Kom. как элемент растительного покрова Уссурийского края. Тр. ДФ АН СССР, сер. бот., 1.

Заповедник «Кедровая падь»
Биолого-почвенного института
ДВНЦ АН СССР,
пос. Приморский
Хасанского р-на Приморского края.

Получено 17 XII 1977.

SUMMARY

On the basis of self-obtained materials and analysis of literature the author comes to conclusion of the autochthonity of *Microbiota decussata* Kom. as a subalpine element of Sikhote-Alin mountains, of its unique role in soil formation and of the regularity of *Microbiota* associations substitution by forest phytocoenoses in the course of conditioned by modern climatic situation hologenetic changes of dominants. It has been found that the presence of *Microbiota* in low mountain belt is connested with the decrease of rate of soil formation process under concrete conditions and a different position of *Microbiota* brake belt in the past; that the destruction of brakes by fires, making the change of vegetative cover types on sites with formed soils more rapid, may lead to conservation of stone fields and sustain the existence of mountain deserts during centuries.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.998(477)

А. Ф. Андрощук, М. В. Клоков, Л. И. Крицкая, Л. Д. Костиненко

ТЫСЯЧЕЛИСТНИК ОБЫКНОВЕННЫЙ *ACHILLEA MILLEFOLIUM* L. *(ASTERACEAE)* НА УКРАИНЕ

A. F. ANDROSHUK, M. V. KLOKOV, L. I. KRYTZKAJA, L. D. KOSTINENKO. *ACHILLEA MILLEFOLIUM* L. (*ASTERACEAE*) AT THE UKRAINE

В результате сравнительно-морфологического и цитогеографического изучения установлено, что на территории Украины тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L. является тетраплоидом (2n=36) и представлен двумя морфологическими типами, условно названными submillefolium и pineticola. Эти морфотипы имеют сходные кариотипы, но морфологически они отличаются друг от друга и от гексаплоидного *A. millefolium* L. s. str. У растений некоторых местонахождений формы pineticola обнаружены В хромосомы, а в целом все растения этой формы морфологически более близки к тетраплоидному виду *A. collina* Becker ex Reichenb.

В связи с изучением филогенетических взаимоотношений между различными видами рода *Achillea* L. (сем. *Asteraceae*) нами были начаты широкие эколого-географические и кариологические исследования распространенного на Украине тысячелистника обыкновенного, названного в обработке Е. Н. Кондратюка во «Флорі УРСР» *A. millefolium* L. Автор обработки отметил, что указанный вид является «не очень распространенным на территории Украины, как это считалось до сих пор, и встречается в близкой к типичной форме» (Флора УРСР, 1962, XI, с. 239). На Украине *A. millefolium* встречается в лесных и лесостепных районах на лугах, полянах и склонах.

В литературе имеются сведения о соматических числах хромосом растений европейского *A. millefolium*, которые свидетельствуют, что этот вид является гексаплоидом, 2n=54 (Turesson, 1938; Clausen et al., 1940, 1946; A. Löve, D. Löve, 1944, 1948; Ehrendorfer, 1953; Schneider, 1958; Håberova, 1963; Чуксанова и др., 1968). Он распространен в Северной и Средней Европе и в качестве заносного растения — в Северной Америке (Lawrence, 1947). Распространение *A. millefolium* на территории СССР недостаточно изучено, и к этому виду относят многие формы разного таксономического ранга, правильная оценка которых, как подчеркивал К. С. Афанасьев (1961), возможна только при тщательном изучении в природе и при монографической обработке всех представителей секции *Millefoliatae* DC.

Наши предварительные исследования хромосомных чисел тысячелистника обыкновенного, произрастающего в окрестностях Киева, а также типичного *A. millefolium* L. s. str. из Ленинградской обл., которые были осуществлены в конце 1975 и начале 1976 гг., показали, что в районе Киева произрастает тетраплоидный вид, 2n=36, а в Ленинградской обл. — гексаплоидный, 2n=54.

Результаты этих исследований побудили нас к более обстоятельному изучению распростаненного на Украине вида, включая его внешние морфологические, эколого-географические и кариологические особенности.

Материал и методика

Материалом для нашей работы послужили гербарные образцы, растения для которых были собраны в различных местах их естественного произрастания, а также гербарные образцы, имеющиеся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

В сборе растений нам оказали помощь школьники, участники республиканского конкурса «Achillea-76», организованного Институтом ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и редакцией газеты «Зірка».

В качестве типичного *A. millefolium* L. s. str. мы, как и зарубежные исследователи (Ehrendorfer, 1953), приняли распространенную в Северной Европе географическую расу, которая на территории СССР встречается в Прибалтике и произрастает в окрестностях Ленинграда и Ленинградской обл. Гербарные образцы *A. millefolium* s. str., а также их семена (место сбора: Пушкин, Ленинградская обл.) были получены нами в 1976 г. из Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Контрольные образцы исследованных нами растений хранятся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Хромосомные числа определялись на метафазных пластинках корешков молодых проростков. Исследованы образцы растений из популяций тысячелистника обыкновенного из различных местообитаний (2—5 растений из каждого местообитания) (см. Приложение). Исследование хромосом проводилось на временных давленых препаратах по методике, детально изложенной в более ранней работе (Андрощук, 1978).

В своей работе мы пользовались номенклатурой, предложенной Леваном и др. (Levan et al., 1964). Согласно этой номенклатуре, хромосомы классифицируются по группам м, m, sm, st, t и т, каждая из которых характеризуется определенной амплитудой положения центромер. Положение центромеры определяется как разница плеч $d=l-s$, или как отношение $r=l/s$, или в виде центромерного индекса $i=100s/c$, где c — общая длина хромосомы, l — длина длинного плеча и s — длина короткого плеча.

Результаты исследования и их обсуждение

Сравнительно-морфологический анализ образцов растений из различных мест их естественного произрастания показал, что тысячелистник обыкновенный на территории Украины представлен неоднородными популяциями биотипов. Имеется ряд довольно отчетливых признаков, позволяющих разделить биотипы на две формы. Условно назвав одну из них submillefolium, вторую — pineticola, остановимся на краткой характеристике их отличительных признаков.

Форма submillefolium отличается от *A. millefolium* s. str. более узкими концевыми дольками и более тонким стержнем перисторассеченных листьев, более мелкими корзинками, удлиненно-яйцевидными обертками, светло-буроокаймленными листочками обертки, более мелкими и поперечно-овальными (ширина превышает длину) пластинками язычковых цветков.

Форма pineticola отличается от формы submillefolium, а также от *A. millefolium* s. str. более сильным опушением, более мелкими листьями с короткими, близко расположенными, вдоль сложенными сегментами первого порядка и короткими сегментами второго порядка, а также более мелкими поперечно-овальными язычками краевых цветков.

Цитологические исследования хромосомных чисел растений из различных местообитаний показали, что обе формы являются тетраплоидами с $2n=36$. Растения всех популяций, относящихся по своим внешнеморфологическим признакам к форме submillefolium, как правило, имели число хромосом 36. В то же время у растений формы pineticola обнаружено два цитотипа: $2n=36$ и $2n=38$.

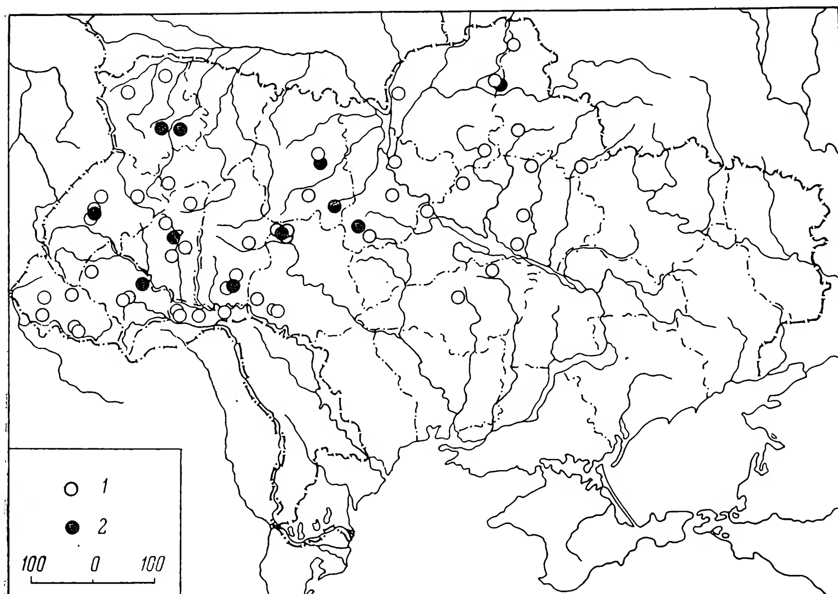


Рис. 1. Местонахождения тетраплоидных популяций *Achillea millefolium* L. на Украине.

1 — формы submillefolium и pineticola с 2n=36; *2* — форма pineticola с добавочными хромосомами, 2n=36+2.

Местонахождения тетраплоидных популяций тысячелистника обыкновенного, образцы растений которых были нами исследованы для определения числа хромосом, показаны на карте (рис. 1).

Следует отметить, что существенные различия между кариотипами растений формы submillefolium и формы pineticola, имеющими в соматическом наборе равное число хромосом (2n=36), нами при изучении метафазных пластинок не выявлены. Кариотипы обеих форм характеризуются одинаковым количеством хромосом с выраженной редукцией плеч (группы *sm* и *st*), почти одинаковой общей длиной хромосом; у формы submillefolium — 135.8, lim 122—140 мкм; у формы pineticola — 134.3, lim 119.2—137.9 мкм.

Для растений формы pineticola с цитотипом 2n=38 отличительной особенностью кариотипа является наличие в нем двух добавочных хромосом (рис. 2), которые из-за их малой величины легко обнаруживаются при просмотре метафазных пластинок при массовом исследовании образцов растений. Растения, содержащие в соматическом наборе две добавочные хромосомы, произрастали в географически весьма отдаленных местообитаниях. В частности, они были найдены на территориях Ивано-Франковской, Львовской, Тернопольской, Волынской, Хмельницкой, Винницкой, Киевской и Черниговской областей (рис. 1).

Результаты морфометрического анализа метафазных пластинок тысячелистника обыкновенного приведены в таблице, а наиболее характерные кариотипы — на рис. 3 и 4. Поскольку кариологических различий между формами submillefolium и pineticola с числом хромосом 2n=36 нет, в таблице приведены данные только для одной из них.

Как видно из таблицы и рис. 3, согласно номенклатуре Левана и других (Levan et al., 1964), соматический набор хромосом растений формы submillefolium по положению центромер можно разделить на три группы. К первой группе (*m*, *r*=1.0—1.7) относятся хромосомные пары I—IX, XI, XIII—XV и XVII, т. е. хромосомы с медианным положением центромеры, ко второй (*sm*, *r*=1.7—3.0) X и XII хромосомы с субмедианным положением центромеры и к третьей группе (*st*, *r*=3.0—7.0) —

Морфометрические характеристики соматических хромосом форм submillefolium и pineticola

Хромосомные пары	*Submillefolium*, 2n = 36		*Pineticola*, 2n = 38	
	длина хромосом, мкм $M \pm m$	отношение плеч, *r* $M \pm m$	длина хромосом, мкм $M \pm m$	отношение плеч, *r* $M \pm m$
I	4.62±0.39	1.43±0.29	5.00±0.44	1.27±0.29
II	4.60±0.34	1.64±0.11	5.00±0.27	1.43±0.10
III	4.43±0.42	1.29±0.13	4.62±0.39	1.42±0.18
IV	4.37±0.29	1.24±0.11	4.50±0.40	1.04±0.21
V	4.24±0.27	1.27±0.09	4.00±0.20	1.85±0.13
VI	4.06±0.22	1.24±0.12	3.95±0.42	1.09±0.29
VII	4.02±0.34	1.66±0.09	3.87±0.30	1.18±0.17
VIII	3.87±0.19	1.58±0.17	3.77±0.33	1.25±0.11
IX	3.82±0.17	1.24±0.10	3.75±0.19	1.41±0.07
X	3.75±0.27	2.03±0.14	3.50±0.32	3.37±0.19
XI	3.50±0.31	1.33±0.21	3.33±0.14	3.17±0.20
XII	3.49±0.26	2.26±0.16	3.50±0.49	1.05±0.31
XIII	3.50±0.20	1.53±0.20	3.50±0.45	1.35±0.16
XIV	3.37±0.12	1.46±0.19	3.37±0.37	1.24±0.16
XV	3.27±0.41	1.49±0.09	3.25±0.27	1.16±0.09
XVI	3.25±0.16	3.33±0.10	3.25±0.36	4.06±0.17
XVII	3.00±0.14	1.30±0.05	3.02±0.21	2.04±0.12
XVIII	2.74±0.19	3.80±0.07	2.71±0.19	1.68±0.18
XIX	—	—	1.75±0.33	1.11±0.22

Примечание. Анализ кариотипа проведен на 8 метафазных пластинках каждой из форм.

XVI и XVIII хромосомы с субтерминальным положением центромеры. Формула кариотипа растений формы submillefolium

$$K\ (2n) = 36 = 28m + 4sm + 4st.$$

Соматический набор хромосом растений формы pineticola с цитотипом 2n=38 также можно разделить на три аналогичные группы. В частности, к первой группе (*m*) относятся хромосомные пары I—IV, VI—IX, XII—XV, XVIII—XIX, ко второй (*sm*) — V и XVII и к третьей группе (*st*) — X, XI и XVI. Формула кариотипа растений формы pineticola с цитотипом 2n=38

$$K\ (2n) = 38 = 28m + 4sm + 6st.$$



Рис. 2. Метафазная пластинка *Achillea millefolium* L. с двумя добавочными хромосомами (указаны стрелками).

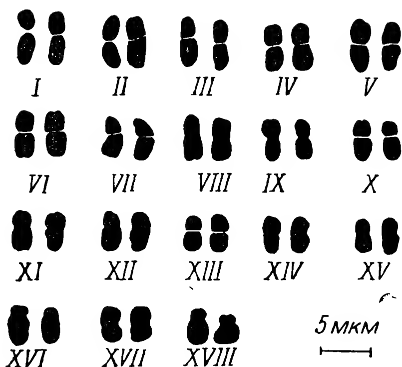


Рис. 3. Соматический набор хромосом формы submillefolium, 2n=36.

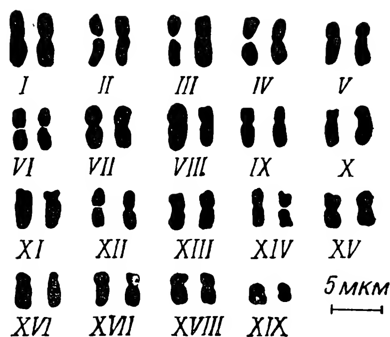


Рис. 4. Соматический набор хромосом формы pineticola, 2n=38.

При сопоставлении формул кариотипов обеих форм видно, что для последней из них характерны не только наличие сверхкомплектных хромосом, но и большее общее число хромосом в группе *st*.

Следует отметить, что у растений тетраплоидного тысячелистника обыкновенного с нормальным набором хромосом, а также других белоцветковых видов с территории Украины нами не выявлено сходных по величине и морфологии маленьких хромосом, поэтому необходимо исключить вероятность возникновения таких хромосом как за счет нерасхождения в мейозе, так и за счет гибридизации, при которой они могли бы быть привнесены. Наличие маленьких метацентрических хромосом и большее число хромосом с выраженной редукцией одного из двух плеч у формы pineticola с 2n=38 обусловлено скорее всего спонтанными хромосомными перестройками типа транслокаций.

В любом случае обязательным условием для осуществления таких перестроек является одновременность протекания процессов «разрыв» и «воссоединение» у двух негомологичных хромосом, находящихся в непосредственной близости друг от друга. Гипотетически этот процесс можно представить следующим образом (рис. 5)

При разрыве в области центромеры и поперечном (вместо продольного в норме) разделении центромерного аппарата субтелоцентрической хромосомы *A* из ее короткого плеча может образоваться маленькая изохромосома *a*. При условии одновременного разрыва в одном из плеч метацентрической хромосомы *B* и присоединения ее концевого фрагмента к центромере второго телоцентрического плеча хромосомы *A* могут возникнуть, как это показано на схеме, две субтелоцентрические хромосомы *ab* и *b*. В результате аналогичных хромосомных преобразований, затронувших две метацентрические и две субтелоцентрические хромосомы, возникают две маленькие хромосомы (добавочные) и четыре субтелоцентрические хромосомы. Их число полностью соответствует тому, что мы видим в кариотипе формы pineticola с 2n=38.

Наличие таких добавочных хромосом в популяциях растений, произрастающих в географически весьма отдаленных друг от друга местах, свидетельствует о том, что, по-видимому, существует определенная направленность хромосомных преобразований, а также имеются какие-то механизмы, благоприятствующие их сохранению. В случае отсутствия таковых причиной появления добавочных хромосом в различных популяциях следовало бы считать высокую частоту хромосомных мутаций определенного типа, что представляется нам маловероятным.

Поскольку существенных различий между растениями формы pineticola с 2n=36 и 2n=38 по внешним морфологическим признакам не наблюдается, по-видимому, исследуемые нами хромосомные преобразования связаны с изменением функционирования некоторых комплексов генов и имеют приспособительное значение.

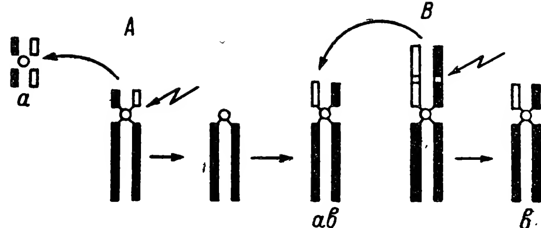


Рис. 5. Схема образования добавочных хромосом вследствие спонтанных хромосомных аберраций (объяснение в тексте).

При сравнении кариотипов тетраплоидного тысячелистника, произрастающего на Украине, с кариотипом растений гексаплоидного *A. millefolium* L. s. str. из Ленинградской обл. (у последнего формула кариотипа *K* (2n)=54=46*m*+8*sm*; Андрощук и др., 1978), кроме различий в числах хромосом, выявлены также некоторые другие отличительные особенности. В частности, у *A. millefolium* L. s. str. более симметричен кариотип из-за отсутствия хромосом с субтелоцентрическим положением центромер (*st*). Наличие у тетраплоидного вида хромосом с более выраженной редукцией плеч (хромосомы группы *st*) свидетельствует о том, что его эволюция происходила несколько другими путями и сопровождалась большими структурными перестройками хромосом.

Таким образом, выявленные отличия в морфологических признаках, кариотипах (включая числа хромосом и их морфологические особенности), а также в эколого-географическом распространении между гексаплоидным *A. millefolium* L. s. str. и тетраплоидным тысячелистником, произрастающим на Украине, позволяют нам сделать вывод о том, что оба они являются вполне самостоятельными таксонами и что произрастающий на Украине тысячелистник должен иметь свое видовое название.

Однако для решения вопроса относительно таксономического статуса распространенного на Украине тетраплоидного тысячелистника необходимо дополнительно исследовать, являются ли формы submillefolium и pineticola двумя морфологическими типами (формами существования) одного и того же тетраплоидного вида или они не являются таковыми. Исследования в этом направлении представляются важными в связи с тем, что форма pineticola проявляет заметное морфологическое сходство с видом *A. collina* Becker ex Reichenb. Указанный вид является тетраплоидом (Ehrendorfer, 1953; Hàberova, 1964; Flora Europaea, 1976, IV, с. 159—165) и распространен в сопредельных с УССР странах, в частности в Румынии, Венгрии и Чехословакии.

Не исключено, что территория Украины является крайней северо-восточной частью ареала этого вида, где он представлен морфотипом pineticola, а также юго-западной частью ареала другой географической расы, в восточном направлении достигающей Московской обл., где тысячелистник, по наблюдениям М. В. Клокова, произрастает исключительно в форме submillefolium. В кариологическом отношении растения из Московской обл. (Москва, Ленинские горы) оказались тетраплоидами (2n=36).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Номера гербарных образцов тысячелистника (A), число хромосом, местонахождения исследованных популяций и дата сбора растений

Форма submillefolium

A-101. 2n=36. Черновицкая обл., Кельменецкий р-н, с. Ленковцы, на обочинах дорог, черноземные почвы, 3 X 1976.

A-102. 2n=36. Черновицкая обл., Кицманский р-н, с. Новоселки, на обочинах дорог, черноземные почвы, 10 X 1976.

A-103. 2n=36. Черновицкая обл., Кицманский р-н, с. Гавриловцы, на приусадебных участках, 9 X 1976.

А-104. 2n=36. Хмельницкая обл., Деражнянский р-н, с. Зеньковцы, в овраге, суглинистые почвы, 11 X 1976.

А-105. 2n=36. Тернопольская обл., Тернопольский р-н, с. Мышковичи, 12 X 1976.

А-106. 2n=36. Тернопольская обл., Лановецкий р-н, с. Краснолука, на торфяниках, 10 X 1976.

А-107. 2n=36. Тернопольская обл., Тернопольский р-н, с. Дубовцы, на лугах, 4 X 1976.

А-108. 2n=36. Тернопольская обл., г. Теребовля; на черноземных почвах, 10 X 1976.

А-109. 2n=36. Закарпатская обл., Межгорский р-н, с. Калечин, на суглинистых почвах, 20 X 1976.

А-110. 2n=36. Закарпатская обл., Тячевский р-н, с. Тисолово, 22 X 1976.

А-111. 2n=36. Закарпатская обл., Иршавский р-н, с. Вильховка, возле школы, 8 X 1976.

А-112. 2n=36. Закарпатская обл., Межгорский р-н, с. Калечин, на горе Причил, 7 X 1976.

А-113. 2n=36. Закарпатская обл., г. Виноградов, на Черной горе, 16 X 1976.

А-114. 2n=36. Черниговская обл., Рипкинский р-н, с. Любеч, на песках оз. Болгач, 21 X 1976.

А-115. 2n=36. Черниговская обл., Срибнянский р-н, с. Калюжинцы; возле пруда, 8 X 1976.

А-116. 2n=36. г. Киев, Печерский р-н, на суглинистых почвах по оврагам, 21 X 1976.

А-117. 2n=36. Киевская обл., Ставищенский р-н, с. Красиловка, в лесу, 6 X 1976.

А-118. 2n=36. Ивано-Франковская обл., Коломийский р-н, с. Шепаровцы, на песчаных почвах около леса, 4 X 1976.

А-119. 2n=36. Ивано-Франковская обл., Коломийский р-н, с. Раковчик, на полях, 8 X 1976.

А-120. 2n=36. Львовская обл., Николаевский р-н, с. Горское, на сероземах, 19 X 1976.

А-121. 2n=36. Винницкая обл., Шаргородский р-н, с. Клекотина, на обочинах дорог, черноземные почвы, 8 X 1976.

А-122. 2n=36. Винницкая обл., Хмельницкий р-н, с. Скаржинцы, на черноземных почвах, 3 X 1976.

А-123. 2n=36. Волынская обл., Маневичский р-н, с. Старый Черторийск, в лесу, 9 X 1976.

А-125. 2n=36. Полтавская обл., Пирятинский р-н, с. Кроты, черноземные почвы, 11 X 1976.

А-126. 2n=36. Полтавская обл., Кременчугский р-н, с. Зарудье, на лугах, 9 X 1976.

А-127. 2n=36. Полтавская обл., Полтавский р-н, с. Яковцы, в лесопосадке, 3 X 1976.

А-128. 2n=36. Кировоградская обл., Александровский р-н, с. Старая Осота, на склонах, 3 X 1976.

№№ 1—4. 2n=36. г. Москва, Ленинские горы, на территориях около МГУ.

Форма pineticola

А-401. 2n=36. Ровенская обл., Червоноармейский р-н, с. Сребное, на черноземных почвах, 3 X 1976.

А-402. 2n=36. Волынская обл., Старовежевский р-н, с. Сереховичи, 13 X 1976.

А-403. 2n=36. Житомирская обл., Житомирский р-н, пгт. Новогуйвинск, 26 X 1976.

А-404. 2n=36. Житомирская обл., Попельнянский р-н, с. Липки, на склонах, 5 X 1976.

А-405. 2n=36. Хмельницкая обл., Виньковецкий р-н, с. Покутинцы, на приусадебных участках, 12 X 1976.

А-406. 2n=36. Винницкая обл., Хмельницкий р-н, с. Маркуши, на черноземных почвах, 13 X 1976.

А-407. 2n=36. Винницкая обл., Могилев-Подольский р-н, с. Мазуровка, 10 X 1976.

А-408. 2n=36. Винницкая обл., Могилев-Подольский р-н, с. Черновцы, на крутом гранитном склоне, 13 X 1976.

А-409. 2n=36. Винницкая обл., Хмельницкий р-н, с. Торчин, на черноземных почвах, 4 X 1976.

А-410. 2n=36. Львовская обл., Шевченковский р-н, с. Каменка, Чортова-гора, 3 X 1976.

А-411. 2n=36. Львовская обл., Железнодорожный р-н, с. Скниловец, возле озера, 14 X 1976.

А-412. 2n=36. Львовская обл., Буский р-н, с. Хватов, октябрь 1976 г.

А-413. 2n=36. Ивано-Франковская обл., Долинский р-н, с. Малая Турья, 3 X 1976.

А-414. 2n=36. Черновицкая обл., Кицманский р-н, с. Ошихлибы, 10 X 1976.

А-415. 2n=36. Киевская обл., Обуховский р-н, с. Копачев, на окраине леса, 3 X 1976.

А-416. 2n=36. Кировоградская обл., Александровский р-н, с. Бандурово, в лесопосадке, 3 X 1976.

А-417. 2n=36. Черкасская обл., Каневский р-н, с. Мартиновка, октябрь 1976 г.

А-418. 2n=36. Полтавская обл., Семеновский р-н, с. Оболонь, на территории карьера, октябрь 1976 г.

А-419. 2n=36. Полтавская обл., Гадячский р-н, с. Бирки, на песках у р. Грунь, октябрь 1976 г.

А-420. 2n=36. Сумская обл., Шосткинский р-н, с. Чаплиевка, октябрь 1976 г.

А-421. 2n=36. Сумская обл., Недригайловский р-н, с. Хорол, урочище Цапов, 14 X 1976.

А-422. 2n=36. Сумская обл., Ахтырский р-н, с. Лутище, в лесу, 8 X 1976.

А-423. 2n=38. Хмельницкая обл., Виньковецкий р-н, с. Покутинцы, на обочинах дорог, 15 X 1976.

А-424. 2n=38. Львовская обл., Пустомитинский р-н, с. Шоломая, октябрь 1976 г.

А-425. 2n=38. Житомирская обл., Радомышльский р-н, с. Потиевка, на обочинах дорог, октябрь 1976 г.

А-426. 2n=38. Черниговская обл., Коропский р-н, с. Мезинское, октябрь 1976 г.

А-427. 2n=38. Тернопольская обл., Тернопольский р-н, с. Б. Березовица, 10 X 1976.

А-428. 2n=38. Винницкая обл., Хмельницкий р-н, с. Марьяновка, в лесу, октябрь 1976 г.

А-429. 2n=38. Волынская обл., Рожищенский р-н, с. Рожище, на песчано-глинистых почвах по берегам р. Стыр, 10 X 1976.

А-430. 2n=38. Киевская обл., Володарский р-н, с. Березна, возле речки, 16 X 1976.

А-431. 2n=38. Ивано-Франковская обл., Тлумачский р-н, с. Герасилов, возле речки Гастель, октябрь 1976 г.

А-432. 2n=38. Волынская обл., Киверцивский р-н, с. Заводы, на обочинах дорог, 7 X 1976.

А-433. 2n=38. Черниговская обл., Сребнянский р-н, с. Калюжинцы, на склонах, 18 X 1976.

ЛИТЕРАТУРА

Андрощук А. Ф. (1978). Диплоидная и тетраплоидная географические расы *Achillea setacea* Waldst. et Kit. (сем. *Asteraceae*) на Украине. Бот. ж., 63, 9. — Андрощук О. Ф., Л. Д. Костиненко, Н. В. Хмель. (1978). Вивчення каріотипів у представників роду *Achillea* L. флори УРСР. Укр. бот. ж., XXXV, № 3, с. 273—278. — Афанасьев К. С. (1961). *Achillea millefolium.* Флора СССР, XXIV, с. 78. — Чуксанова Н. А., Л. И. Свешникова, Т. В. Александрова. (1968). Материалы к кариологии семейства сложноцветных. Цитология, 10, 2 : 198—206. — Clausen J., D. D. Keck, W. M. Hiessey. (1940). Experimental studies on the nature of species. Effect of voried environments on western North American plants. The *Achillea millefolium* complex. Publ. Carnegie Inst. Washington Yearb., 520 : 1—452. — Clausen J., D. D. Keck, W. M. Hiessey. (1946). Expirimental taxonomy. Publ. Carnegie Inst. Washington Yearb., 45 : 110—120. — Ehrendorfer F. (1953). Systematische und zytogenetische Untersuchungen an europaischen Rassen des *Achillea millefolium*-komplex. Österr. Bot. Z., 100 : 583—592. — Háberova I. (1963). Problúmy stanovenia polyploidneho komplexu *Achillea millefolium* L. s. l. na Vychodoslovensky nížine. Acta Fac. rerum Natur. univ. comen. Physiol. plant., 8, 5—6 : 321—350. — Lawrence W. E. (1947). Chromosome numbers in *Achillea* in relation to geographie distribution. Amer. J. Bot., 34 : 538—545. — Levan A., K. Fredga, A. A. Sandberg. (1964). Nomenclature for centromeric positions on chromosomes. Hereditas, 52, 2 : 201—220. — Löve A., D. Löve. (1944). Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of scandinavian plants. Ark. Bot., 31A, 12: 1—22. — Löve A., D. Löve. (1948). Chromosome numbers of Northern plant species. Repts. Dep. Apric. Univ. Appl. Sci. (Iceland), ser. B, 3 : 9—131. — Schneider I. (1958). Zytogenetische Untersuchungen an Sippen des Poliploid-komplexes *Achillea millefolium* L. s. lat. (Zur Phylogenie der Gattung *Achillea*, I.). Österr. Bot. Z., 105 : 111—158. — Turesson G. (1938). Chromosome stability in Linnean species. Ann. Agr. Cell. Swed., 5 : 405—416.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 26 VII 1977.

УДК 582.394.742 (924.16)

В. А. Костина

О МЕСТОНАХОЖДЕНИИ *PTERIDIUM AQUILINUM* (L.) KUHN *(POLYPODIACEAE)* НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

V. A. KOSTINA. ON THE LOCALITY OF *PTERIDIUM AQUILINUM* (L.) KUHN (*POLYPODIACEAE*) IN THE KOLA PENINSULA

Сообщается о первой находке *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn на территории Кольского п-ова. Дается краткая характеристика его местообитания. Приводятся данные о некоторых новых и редких видах высших споровых и цветковых растений флоры Ловозерского горного массива.

В течение нескольких полевых сезонов в составе группы сотрудников Лаборатории флоры и растительных ресурсов Полярно-альпийского ботанического сада-института автор принимал участие в обследовании флоры Ловозерского горного массива — одного из интереснейших районов Кольского п-ова. Во время маршрутных работ 1976—1977 гг. в окрестностях оз. Сейдозеро (восточная часть массива) на южном склоне горы Куйвчорр обнаружен участок с оригинальным видовым составом. Среди зарегистрированных видов высших споровых и цветковых растений немало редких для флоры Мурманской обл. Некоторые виды являются новыми для флоры Ловозерских гор (в тексте они отмечены звездочкой).

Южный склон горы Куйвчорр (высота около 600 м над ур. м.) круто спускается к оз. Сейдозеро. Нижняя часть склона покрыта еловым лесом северотаежного типа, сильно пострадавшим в ре-

зультате пожара. Выше 250—280 м над ур. м. пояс хвойного леса сменяется субальпийским или поясом горных березняков (Миняев, 1963), где довольно узкие полосы зарослей *Betula tortuosa* [1] чередуются с обширными более или менее заросшими каменистыми осыпями и россыпями. Верхняя часть склона (выше 450 м над ур. м.) представляет собою почти отвесные скальные обрывы высотою до 50 м и более. Скалы и осыпи сложены щелочными породами. Преобладают породы дифференцированного комплекса луявритов—фойяитов—уртитов. В небольшом количестве встречается эвдиалитовый луяврит (Буссен, Сахаров, 1972). Характеризуемый участок расположен в поясе горных березняков. Он примыкает к подножию скал, занимая лишь самые верхние части конусов выноса осыпей. В силу своего положения на склоне южной экспозиции участок хорошо прогревается и довольно рано освобождается от снега. Таяние снежников на вершине горы обеспечивает дополнительный приток влаги в течение всего вегетационного сезона. Выступами скал склон защищен от преобладающих в этом районе ветров западного направления.

Растительность скал и осыпей не образует сплошного покрова. В трещинах отвесных скальных обрывов произрастают лишь единичные *Antennaria dioica*, *Campanula rotundifolia*, *Cerastium alpinum*, *Cystopteris fragilis*, *Poa glauca*, *Saxifraga nivalis*, *S. oppositifolia*, *Silene acaulis*. Более сомкнутые группировки развиваются на уступах скал, укрытых зимою достаточно мощным слоем снега. Основу подобных группировок часто образуют дернины мхов, на которых поселяются другие растения. Здесь встречаются единичные *Betula tortuosa*, *Cotoneaster cinnabarina*, *Juniperus sibirica*, *Salix phylicifolia*, *Sorbus gorodkovii* (низкорослые особи); несколько обильнее (sol.—sp.) — *Dryas octopetala*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Poa alpina*, *Potentilla crantzii*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *Silene acaulis*, *Solidago lapponica* и некоторые другие. Очень редко (rar.) встречаются *Potentilla chamissonis* (в Мурманской обл., кроме Ловозерских гор, вид произрастает в Хибинах) и *Erigeron politus* *, более свойственный южным районам области. В слегка затененных расщелинах нижних частей скал на влажных моховых подушках отмечены единичные *Cerastium alpinum*, *Cystopteris fragilis*, *Poa alpina*, *Saxifraga caespitosa* и *S. nivalis*. В трещинах стенок расщелин и на небольших уступах с мелкоземом нами встречены довольно редкие на Кольском п-ове *Fragaria vesca* * (в вегетативном состоянии), *Polypodium vulgare*, *Woodsia alpina* *, *W. ilvensis* * (rar.).

Своеобразен видовой состав мелкоземисто-щебнистых осыпей и мелкообломочных россыпей. В силу подвижности субстрата участки разреженной дернины чередуются с обширными пятнами и полосами голого грунта (иногда с единичными экземплярами растений). Характерными видами осыпей являются *Alchemilla alpina*, *Arabis petraea*, *Arenaria pseudofrigida*, *Dryas octopetala*, *Hieracium laticeps*, *Juncus trifidus*, *Oxytropis sordida*, *Papaver lapponicum*, *Veronica fruticans*, *Viola montana* (обилие всех видов sol.—sp.; растут нечастыми относительно плотными группами), а также встречающиеся единично небольшими куртинками или отдельными особями *Achillea apiculata*, *Cardamine bellidifolia*, *Castilleja lapponica*, *Dianthus superbus*, *Hieracium alpinum*, *Vaccinium myrtillus* и некоторые другие виды. Очень разреженно, единичными особями произрастают на осыпях *Botrychium lunaria*, *Epipactis atrorubens*, *Erysimum cheiranthoides* *, *Turritis glabra* *. Лишь вдоль русел весенних водотоков образуются более сомкнутые группировки с преобладанием (обилие sp.—sol.) *Alchemilla alpina*, *Angelica sylvestris*, *Castilleja lapponica*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnadenia conopsea*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Trollius europaeus*, *Solidago lapponica* и некоторых других. Единичными экземплярами вкраплены *Dryopteris filix-mas* *, *Fragaria vesca*, *Polystichum lonchitis* (на участках скопления каменистых обломков).

---

[1] Латинские названия растений за исключением *Arabis petraea* (L.) Lam. приводятся по «Флоре Мурманской области» (1953—1966).

Как видно из приведенных примеров, в сложении растительных группировок ведущая роль принадлежит обычным для пояса горных березняков видам *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Solidago lapponica*, *Vaccinium myrtillus* и др. Вместе с тем благоприятные экологические условия способствуют произрастанию здесь многих весьма требовательных к окружающей среде растений, например *Fragaria vesca*.

Особый интерес представляет находка *Pteridium aquilinum* *. Это растение осветленных хвойно-лиственных лесов, опушек, лесных полян, гарей. Вид довольно широко распространен на территории СССР. Он обычен в южных районах таежной зоны, но редеет к северу. В подзоне северной тайги отмечены только единичные местонахождения (Раменская, 1960; Толмачев, 1974). На возможность произрастания *Pteridium aquilinum* в Мурманской обл. указывалось и ранее (Пояркова, 1953), но до сих пор он не был найден. Имеются литературные данные (Hultén, 1971) о том, что вид встречается в окрестностях пос. Алакуртти, однако гербарные сборы из этого района нам неизвестны. К тому же пос. Алакуртти находится значительно южнее района наших исследований. Таким образом, местонахождение *Pteridium aquilinum* в Ловозерских горах пока является единственным на территории Кольского п-ова и, вероятно, самым северным на территории СССР.

Популяция *Pteridium aquilinum* на горе Куйвчорр обнаружена у подножия скал (высота горы около 450 м над ур. м.) на зарастающей щебнисто-мелкоземистой (с вкраплениями крупных обломков) осыпи. Особи *Pteridium aquilinum* имеют форму куста, образованного немногими (2—5) вайями. Вайи находятся на небольшом (7—10 см) расстоянии одна от другой и достигают высоты 50—80 см при ширине пластинки в 40—50 см. Расстояние между отдельными экземплярами от 0.5 до 1 м. Популяция довольно компактна и занимает всего около 30 м². Приблизительно 20% площади приходится на долю разбросанных каменистых обломков. На некотором расстоянии (до 5 м) от границ популяции отмечены лишь единичные экземпляры. Состояние всех особей удовлетворительное. Споры обнаружены не были (дата сбора — 21 VII 1977). Возможно, что вид размножается только вегетативно.

Сообщество с *Pteridium aquilinum* является вариантом кустарничково-разнотравных зарастающих осыпей южных склонов. Древесно-кустарниковый ярус не выражен, отмечены низкорослые *Betula tortuosa* и *Sorbus gorodkovii* и три экземпляра *Cotoneaster cinnabarina*. В сложении основного яруса участвуют многие виды. Покрытие их около 80% . Доминирующим видом является *Pteridium aquilinum* (cop.). Остальные виды встречаются единично (sol.): *Alchemilla murbeckiana*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Campanula rotundifolia*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Deschampsia flexuosa*, *Dianthus superbus*, *Dryopteris filix-mas*, *Geranium sylvaticum*, *Gnaphalium norvegicum*, *Hieracium* sp., *Melica nutans*, *Poa alpigena*, *Polystichum lonchitis*, *Pyrola media*, *Ranunculus glabriusculus*, *Roegneria canina*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Solidago lapponica*, *Trollius europaeus*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola montana*. Отмечены также (по одному экземпляру) *Calluna vulgaris* и *Fragaria vesca*. Расстояние между особями *Pteridium aquilinum* и число видов-спутников возрастает в направлении уклона. На поверхности почвы сохранились многочисленные отмершие вайи.

Наряду с *Pteridium aquilinum* значительный интерес представляют находки таких видов, как *Arabis petraea*, *Dianthus superbus*, *Dryopteris filix-mas*, *Erigeron politus*, *Epipactis atrorubens*, *Fragaria vesca*, *Poa glauca*, *Polystichum lonchitis*, *Potentilla chamissonis*, *Silene rupestris*, *Turritis glabra*, *Woodsia alpina*. Местонахождения этих видов (за исключением *Dianthus superbus*, *Poa glauca* и *Polystichum lonchitis*) в Ловозерских горах несколько обособлены от основных районов их обитания. Весьма ограничено их распространение и в пределах массива. Кроме горы Куйвчорр, *Dryopteris filix-mas* встречен нами в поясе горных березняков на южном склоне горы

Пункаруайв, *Epipactis atrorubens* произрастает лишь на мелкоземисто-щебнистой осыпи в поясе горных березняков на южном склоне горы Куамдеспахк, *Silene rupestris* найден в 2.5 км к северо-востоку, на осыпях южного склона Тройной долины горы Куйвчорр. Остальные из указанных выше видов (исключая *Dianthus superbus* и *Polystichum lonchitis*) пока отмечены только на описываемом участке. Таким образом, узкая (в зависимости от крутизны склона ширина колеблется от 5 до 20 м), длиною около 300 м, полоса на границе между скалами (включая их основания) и осыпями на южном склоне горы Куйвчорр является прибежищем уникального флористического комплекса. В состав его входят представители арктического (*Poa glauca*), арктоальпийского (*Potentilla chamissonis*, *Silene rupestris* и др.), бореального (*Dianthus superbus*, *Fragaria vesca* и др.) и неморального (*Dryopteris filix-mas*) элементов, а также почти космополит *Pteridium aquilinum*.

В Хибинах на юго-восточном склоне горы Вудъяврчорр в поясе горных березняков (абсолютные высоты от 300 до 500 м) есть участок, подобный охарактеризованному выше. Безусловно Б. А. Мишкин (1953) имел в виду именно осыпи на этом склоне, говоря о своеобразных местообитаниях, где сосредоточены теплолюбивые виды ограниченного распространения. В настоящее время флористический список участка на горе Вудъяврчорр насчитывает около 70 видов (Скиткина, 1974). Кроме таких широко распространенных видов, как *Dryas octopetala*, *Oxytropis sordida*, *Potentilla crantzii*, *Rhodococcum vitis-idaea* и др., на скалах и осыпях встречаются *Arenaria pseudofrigida*, *Botrychium lunaria*, *Cotoneaster cinnabarina*, *Dianthus superbus*, *Epipactis atrorubens* (в Хибинах — только здесь!), *Erigeron borealis*, *Hieracium laticeps*, *Papaver lapponicum*, *Polystichum lonchitis*, *Rosa majalis*, *Veronica fruticans*, *Woodsia alpina*, *W. ilvensis*. Сравнение флористических списков осыпей южного склона горы Куйвчорр и юго-восточного склона горы Вудъяврчорр показывает, что для растительных группировок подобных местообитаний характерны такие виды, как *Cotoneaster cinnabarina*, *Dianthus superbus*, *Epipactis atrorubens*, *Hieracium laticeps*, *Polystichum lonchitis*, *Veronica fruticans* и некоторые другие. Однако в флористическом составе растительности Ловозерских гор и Хибин, как это отмечал еще А. О. Чильман (Kihlman, 1903), имеются существенные отличия, которые нашли свое отражение и в рассматриваемых нами группировках. Специфичными видами Хибин являются *Salix arbuscula* и *Erigeron borealis*. Для Ловозерских гор специфичны *Alchemilla alpina*, *Arabis petraea*, *Castilleja lapponica*, *Silene rupestris*.

В заключение автор считает своим долгом выразить глубокую признательность докторам биологических наук Н. А. Миняеву и Н. Н. Цвелеву за ценные советы и указания по обработке материала, а также сотрудникам Геологического института Кольского филиала АН СССР и сотрудникам Ловозерской геологоразведочной партии за помощь, оказанную при проведении полевых исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Буссен И. В., А. С. Сахаров. (1972). Петрология Ловозерского щелочного массива. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 4. — Мишкин Б. А. (1953). Флора Хибинских гор, ее анализ и история. — Пояркова А. И. (1953). Род *Pteridium* Gled. Флора Мурманской области, I. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. — Скиткина А. А. (1974). Ритм сезонного развития разных видов камнеломок Кольского полуострова в естественных местообитаниях и в культуре. В кн.: Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты. — Толмачев А. И. (1974). Флора северо-востока европейской части СССР, I. — Hultén E. (1971). Atlas över Vaxternas utbredning i Norden. — Kihlman A. O. (1903). Über die Vegetationsverhältnisse der Hochgebirge Umptek und Lujaur-Urt. In: Förhandlingar vid nordiska Naturforskare — och Läkaremötet. Sektionen för botanik. Helsingfors.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт,
Кировск, Мурманской обл.

Получено 23 III 1978.

УДК 582.89 : 576.312 : 37

Н. М. Федорончук

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ *TRINIA* HOFFM. И *RUMIA CRITHMIFOLIA* (WILLD.) K.-POL. *(APIACEAE)*

N. M. FEDORONCHUK. COMPARATIVE KARIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SPECIES OF THE GENUS *TRINIA* HOFFM. AND *RUMIA CRITHMIFOLIA* (WILLD.) K.-POL. (*APIACEAE*)

Приводятся результаты кариологического исследования монотипного рода *Rumia* и всех видов рода *Trinia*, произрастающих на территории СССР, за исключением *T. hispida* Hoffm. ssp. *leiogona* (C. A. Mey.) Fedoronch. Для *Rumia crithmifolia* и видов *Trinia* характерен диплоидный набор с 18 хромосомами, кроме *T. kitaibelii* Bieb., у которого 2n=20. Кариотипы исследованных видов обнаруживают большое сходство по морфологии хромосом. Для оценки достоверной разницы между кариотипами по общей длине хромосом проведена биометрическая обработка.

Цитологически род *Rumia* до настоящего времени не был изучен. Род *Trinia* исследован недостаточно, только у четырех видов подсчитаны числа хромосом: 1. *T. glauca* (L.) Dumort. (=*T. vulgaris* DC., *T. carniolica* A. Kerner ex Janch.) — 2n=18 (Wanscher, 1934; Garde, Malheiros-Gardé, 1949, 1954; Borsos, 1970; Lovka, Sušnik, 1971); 2. *T. hispida* Hoffm. — 2n=18 (Wanscher, 1934; Агаратян, 1939); 3. *T. kitaibelii* Bieb. (=*T. ramosissima* Reichenb.) — 2n=20 (Bakšay, 1958); 4. *T. daleshampii* (Ten.) Janch. — 2n=18 (Favarger, 1973). Е. Л. Кордюм (1967) приводит число хромосом для *T. multicaulis* 2n=18, однако эти данные надо считать недостоверными, поскольку исследуемое растение было собрано в Аскании-Нова, где, как известно, произрастает только *T. hispida*, которая ошибочно принята автором за *T. multicaulis* (Poir.) Schischk.

Материал и методика

Материалом для кариологического исследования послужили плоды, собранные нами во время летней экспедиции 1977 г. на юге Украины, в Крыму, в Башкирской АССР и Казахстане. Числа и морфология хромосом изучались на давленых препаратах. Кончики корней обрабатывались монобромнафталином в течение 2 час, фиксировались по методу Батталья (5 : 1 : 1 : 1), окрашивались по Фёльгену с применением горячего гидролиза в 1N HCl при 60° С в течение 10 мин и раздавливались в 45% уксусной кислоте. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата PA—4. Кариограммы построены в результате измерения хромосом на 8—10 метафазных пластинках. Для каждого вида вычислены центромерный индекс F% и показатель степени асимметрии кариотипа TF% (Kapoor, Löve, 1970). Хромосомы относились к тому или иному типу в зависимости от значения F%: для метацентрических F% =50—45, для субметацентрических F% = =44.9—25.0.

Результаты и обсуждение

1. *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 352. — *Pimpinella multicaulis* Poir. 1810, in Lam., Encycl. Méth. Bot. Suppl. 1 : 684.

2n=18 (табл. 1; рис. 1, *а*). Характеристика хромосомного набора дана в табл. 2, кариограмма — на рис. 2, *а*. Диплоидный набор содержит пять пар метацентрических (V, VI, VII, VIII, IX) и четыре пары субметацентрических (I, II, III, IV) хромосом. Метацентрические хромосомы более короткие. Третья пара несет очень маленький спутник. Общая длина хромосом гаплоидного набора 37.35 мкм, TF% =46.

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом видов *Trinia* и *Rumia*

Вид	2n	Место сбора (сборы автора)
Trinia multicaulis	18	Ворошиловградская обл., Ровеньковский р-н, заповедник «Провальская степь», 15 VII 1977, №№ 354, 371.
		Ворошиловградская обл., Меловский р-н, заповедник «Стрельцовская степь», 11 VII 1977, № 370.
		Ворошиловградская обл., Лутугинский р-н, с. Малониколаевка, 19 VII 1977, № 325.
T. ramosissima ssp. *muricata*	18	Башкирская АССР, г. Стерлитамак, гора Долгая («Тура-Тау»), 16 VIII 1977, №№ 343, 347.
		Башкирская АССР, Кургальджинский р-н, с. Мраково, склоны холмов, 17 VIII 1977, № 341.
T. ramosissima ssp. *ramosissima*	18	Казахская ССР, Семипалатинский р-н, с. Жарма, 8 VIII 1977, №№ 348, 352.
		Казахская ССР, г. Усть-Каменогорск, склоны на правом берегу р. Ульба, 10 VIII 1977, №№ 358, 359.
T. biebersteinii	18	Крым, средняя часть Байдарской яйлы, 23 VII 1977, № 300.
		Крым, восточная часть Байдарской яйлы, 23 VII 1977, №№ 307, 309, 310, 313.
T. kitaibelii	20	Ворошиловградская обл., Ровеньковский р-н, заповедник «Провальская степь», 14 VII 1977, № 335.
		Ворошиловградская обл., Меловский р-н, заповедник «Стрельцовская степь», 11 VII 1977, №№ 319, 366, 368.
Rumia crithmifolia	18	Крым, Феодосийский р-н, с. Планерское, вдоль дороги, 4 VII 1976, № 73.
		Крым, Кара-Даг, северный склон Святой горы, 5 VII 1976, №№ 69, 81.
		Крым, Белогорский р-н, Белая скала, 6 VII 1976, № 73.
		Крым, Симферопольский р-н, западнее с. Донского, по трассе на Симферополь, 7 VII 1976, №№ 67, 71, 72.

2. *T. ramosissima* Ledeb. ssp. *muricata* (Godet) Fedoronch. 1978, Бот. ж., 63,4. — *T. muricata* Godet, 1852, Fl. Jura, 1 : 271, in nota.

2n=18 (табл. 1; рис. 1, *б*). Кариотип изучен впервые, характеристика его дана в табл. 2, кариограмма — на рис. 2, *б*. Диплоидный набор представлен четырьмя парами коротких метацентрических (VI, VII, VIII, IX) и пятью парами более длинных субметацентрических (I, II, III, IV, V) хромосом. Третья пара с маленьким спутником. Общая длина хромосом гаплоидного набора 38.98 мкм, TF% =42.

3. *T. ramosissima* Ledeb. ssp. *ramosissima*. — *T. polyclada* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 351.

2n=18 (табл. 1; рис. 1, *в*). Число хромосом и их морфология изучены впервые. Характеристика хромосомного набора дана в табл. 2, кариограмма — на рис. 2, *в*. В диплоидном наборе четыре пары метацентрических (VI, VII, VIII, IX) и пять пар субметацентрических (I, II, III, IV, V) хромосом. Третья пара хромосом несет спутник. Хромосомы по длине и морфологии очень близки с хромосомами предыдущего кариотипа. Общая длина гаплоидного набора 37.40 мкм, TF% =43.

4. *T. biebersteinii* Fedoronch. 1978, Бот. ж., 63,4. — *T. kitaibelii* Bieb. 1819. Fl. Taur.-Cauc. 3 : 246, p. p. quoad descr. et pl. taur. Шишк. 1950, Фл. СССР, 16 : 357.

2n=18 (табл. 1; рис. 1, *г*). Кариотип изучен впервые (табл. 2; рис. 2, *г*). Диплоидный набор представлен шестью парами метацентрических (III, IV, VI, VII, VIII, IX) и тремя парами субметацентрических (I, II, V) хромосом. Вторая пара наиболее асимметричная (F% =32), с маленьким спутником. Общая длина хромосом гаплоидного набора 39.99 мкм, TF% =43.



Рис. 1. Хромосомы видов рода *Trinia* Hoffm. и *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol.

а — *T. multicaulis* (Poir.) Schischk., *б* — *T. ramosissima* Ledeb. ss *muricata* (Godet) Fedoronch., *в* — *T. ramosissima* Ledeb. ssp. *ramosissima*, *г* — *T. biebersteinii* Fedoronch., *д* — *T. kitaibelii* Bieb., *е* — *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol., *ж* — *T. glauca* (L.) Dumorpt., *з* — *T. hispida* Hoffm. ssp. *hispida*.

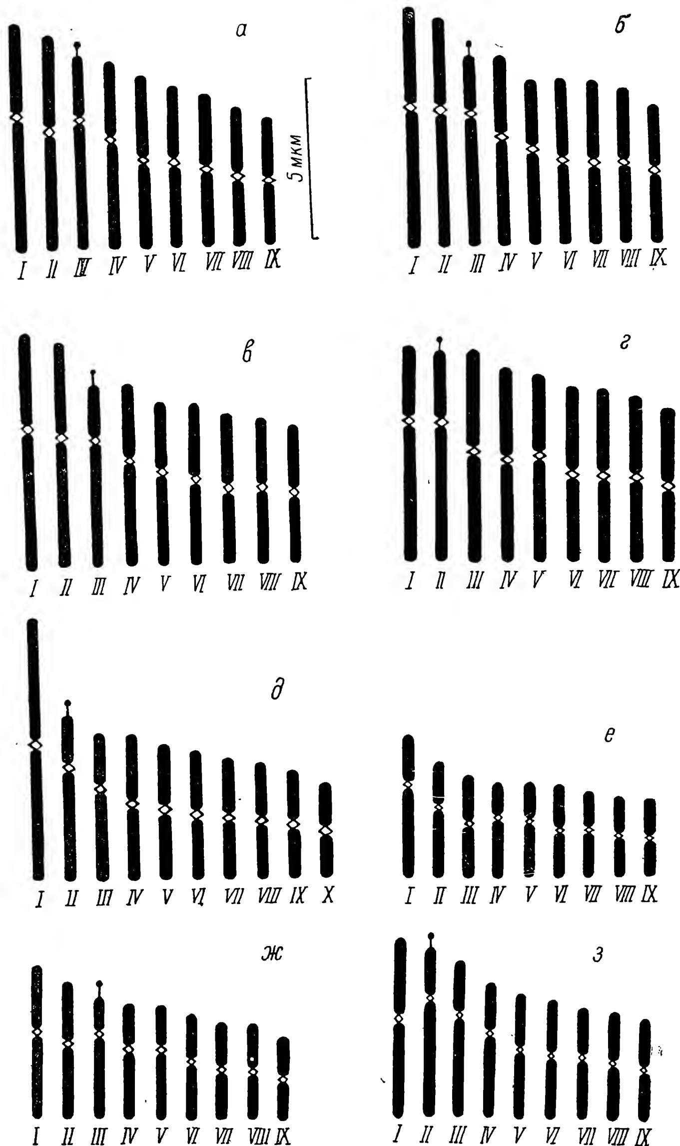


Рис. 2. Кариограммы видов рода *Trinia* Hoffm. и *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol.

а—з — то же, что на рис. 1.

5. *T. kitaibelii* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 246, p. p. quoad descr. et pl. volhyn. — *Pimpinella ramosissima* Fisch. ex Trev. 1819, Index Sem. Vratisl. : 3. — *Trinia ramosissima* (Fisch. ex Trev.) Reichenb. 1832, Fl. Exscurs. : 473, non Ledeb. 1929. — *T. ucrainica* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 158.

2n=20 (табл. 1; рис. 1, *д*). В литературе имеются данные о гаплоидном наборе хромосом этого вида, установленные при изучении мейоза (Bakšay, 1958). Автор наблюдал в первой метафазе 10, иногда 9 бивалентов. Во второй метафазе число бивалентов всегда было равным 10. В связи с этим Бакшай предположила возможность существования гетерохромосомы.

Наше определение соматического числа хромосом в метафазных пластинках меристемы корней (2n=20) подтверждает данные Бакшай о существовании десятой хромосомы в гаплоидном наборе, однако она представляет собой не гетерохромосому, а обычную хромосому набора, имеющую гомолога.

ТАБЛИЦА 2

Размеры хромосом (мкм) видов *Trinia* и *Rumia*

Хромосомы	*Trinia glauca* (2n = 18 + 1B, TF% = 43)			*T. multicaulis* (2n = 18, TF% = 46)			*T. ramosissima* ssp. *muricata* (2n = 18, TF% = 42)			*T. ramosissima* ssp. *ramosissima* (2n = 18, TF% = 43)		
	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%
I	2.10 ±1.57	3.67 ±0.04	43	3.37 ±2.24	5.61 ±0.03	40	3.53 ±2.38	5.91 ±0.03	40	3.40 ±2.30	5.70 ±0.04	40
II	1.82 ±1.51	3.33 ±0.04	45	2.90 ±2.28	5.18 ±0.03	44	3.40 ±2.24	5.64 ±0.04	40	3.25 ±2.20	5.45 ±0.04	40
III	S 2.08 ±0.77	2.85 ±0.03	27	S 3.17 ±1.52	4.69 ±0.03	32	S 3.33 ±1.35	4.68 ±0.04	29	S 3.13 ±1.20	4.33 ±0.04	29
IV	1.73 ±1.02	2.75 ±0.03	37	2.64 ±1.85	4.49 ±0.03	41	2.64 ±1.95	4.59 ±0.03	42	2.50 ±1.85	4.35 ±0.03	42
V	1.73 ±0.97	2.70 ±0.03	36	2.11 ±1.98	4.09 ±0.04	48	2.28 ±1.58	3.86 ±0.03	41	2.20 ±1.50	3.70 ±0.03	41
VI	1.40 ±1.10	2.50 ±0.04	44	1.95 ±1.72	3.67 ±0.04	47	2.05 ±1.85	3.90 ±0.03	47	2.05 ±1.80	3.85 ±0.03	47
VII	1.23 ±1.07	2.30 ±0.04	47	1.85 ±1.72	3.57 ±0.04	48	1.85 ±1.85	3.70 ±0.04	50	1.75 ±1.75	3.50 ±0.03	49
VIII	1.15 ±1.08	2.23 ±0.03	48	1.62 ±1.55	3.17 ±0.04	49	1.85 ±1.68	3.53 ±0.04	47	1.80 ±1.62	3.42 ±0.03	47
IX	0.98 ±0.95	1.93 ±0.03	49	1.49 ±1.39	2.88 ±0.03	49	1.65 ±1.52	3.17 ±0.04	48	1.60 ±1.50	3.10 ±0.03	48
X	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 2 (*продолжение*)

Хромосомы	*T. hispida* ssp. *hispida* (2n = 18, TF% = 40)			*T. biebersteinii* (2n = 18, TF% = 43)			*T. kitaibelii* (2n = 20, TF% = 44)			*Rumia crithmifolia* (2n = 18, TF% = 41)		
	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%	длина плеч	общая длина хромосомы ($M \pm m$)	F%
I	2.38 ±2.02	4.40 ±0.03	46	3.46 ±1.67	5.13 ±0.03	32	3.36 ±3.14	6.50 ±0.03	48	2.38 ±1.19	3.57 ±0.03	33
II	S 3.00 ±1.18	4.18 ±0.03	28	S 3.50 ±1.63	5.13 ±0.03	32	S 2.84 ±1.12	3.96 ±0.03	28	1.74 ±1.11	2.85 ±0.03	39
III	2.55 ±1.30	3.85 ±0.03	34	2.72 ±2.43	5.15 ±0.03	47	2.24 ±1.22	3.46 ±0.03	35	1.35 ±1.01	2.36 ±0.02	43
IV	2.13 ±1.15	3.28 ±0.03	35	2.46 ±2.14	4.60 ±0.04	46	1.75 ±1.58	3.33 ±0.03	47	1.48 ±0.74	2.22 ±0.02	33
V	1.65 ±1.30	2.95 ±0.04	44	2.62 ±1.86	4.48 ±0.04	42	1.58 ±1.48	3.06 ±0.03	48	1.34 ±0.88	2.22 ±0.02	40
VI	1.53 ±1.30	2.83 ±0.04	45	2.14 ±2.05	4.19 ±0.04	49	1.48 ±1.38	2.86 ±0.03	48	1.11 ±1.11	2.22 ±0.02	50
VII	1.50 ±1.20	2.70 ±0.03	44	2.08 ±1.98	4.06 ±0.04	49	1.38 ±1.32	2.70 ±0.03	49	1.12 ±0.89	2.01 ±0.03	44
VIII	1.35 ±1.20	2.55 ±0.03	47	1.95 ±1.82	3.77 ±0.04	48	1.32 ±1.25	2.57 ±0.03	49	0.98 ±0.89	1.87 ±0.03	48
IX	1.20 ±1.18	2.38 ±0.04	49	1.82 ±1.66	3.48 ±0.04	48	1.22 ±1.15	2.37 ±0.03	48	0.88 ±0.88	1.76 ±0.03	50
X	—	—	—	—	—	—	1.04 ±1.00	2.04 ±0.04	45	—	—	—

Характеристика хромосомного набора дана в табл. 2, кариограмма — на рис. 2, *д*. Из десяти пар восемь (I, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X) метацентрические, две (II, III) — субметацентрические. Вторая пара хромосом имеет наименьший центромерный индекс и является спутничной. Первая пара резко выделяется по своей величине (6.50 мкм), она длиннее самой короткой, десятой, пары более чем в 3 раза. Общая длина хромосом гаплоидного набора 32.85 мкм, TF% =44.

6. *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol. 1915, in Bull. Soc. Nat. N. S. 29 : 173. — *Sanicula crithmifolia* Willd. 1801, in Neue Schrift. Ges. Naturf. Freund. Berlin, 3 : 419.

2n=18 (табл. 1; рис. 1, *е*). Число хромосом и их морфология изучены впервые. Характеристика хромосомного набора дана в табл. 2, кариограмма — на рис. 2, *е*. В диплоидном наборе три пары метацентрических (I, II, IV) и шесть пар субметацентрических хромосом. Спутничные хромосомы не обнаружены. Кариотип близок по морфологии хромосом видам рода *Trinia*. Общая длина гаплоидного набора 21.08 мкм, TF% =41.

Кариотипы *T. glauca* (L.) Dumort. (=*T. stankovii* Schischk.) и *T. hispida* Hoffm. ssp. *hispida* изучены нами раньше (Федорончук, 1977), однако с целью сравнения их со всеми остальными кариотипами видов *Trinia* мы сочли целесообразным еще раз привести характеристику их хромосомного набора (табл. 2), а также рисунки метафазных пластинок и кариограммы (рис. 1, *ж*, *з*; 2, *ж*, *з*).

Изученные кариотипы видов *Trinia* и *Rumia* обнаруживают большое сходство, идентичные пары слабо различаются, поэтому для оценки степени различия между кариотипами по общей длине хромосом гаплоидного набора нами проведена биометрическая обработка с вычислением некоторых выборочных параметров — M и σ (табл. 3). Для сравнения этих параметров использованы критерий Стьюдента t — с целью оценки достоверной разницы между кариотипами по общей длине хромосом гаплоидного набора M и критерий Фишера F — для характеристики изменчивости их общей длины σ.

ТАБЛИЦА 3

Основные биометрические параметры общей длины хромосом гаплоидного набора кариотипов

Вид	M, мкм	σ	V, %	P, %
Trinia glauca	24.25±0.51	1.63±0.39	7.1±0.15	2.25±0.50
T. multicaulis	37.35±0.48	1.52±0.34	3.1±0.08	1.28±0.88
T. ramosissima ssp. *muricata*	38.98±0.41	1.29±0.29	3.4±0.09	1.07±0.24
T. ramosissima ssp. *ramosissima*	37.40±0.39	1.14±0.25	3.0±0.08	1.04±0.23
T. hispida ssp. *hispida*	29.12±0.48	1.49±0.34	5.1±0.11	1.66±0.37
T. biebersteinii	39.99±0.65	2.05±0.46	5.0±0.11	1.64±0.36
T. kitaibelii	32.85±0.39	1.14±0.25	3.7±0.09	1.24±0.27
Rumia crithmifolia	21.08±0.23	0.72±0.16	3.4±0.09	1.07±0.24

Примечание. M — средняя арифметическая общей длины хромосом гаплоидного набора, σ — стандартное (среднеквадратическое) отклонение, V — коэффициент варьирования, P — показатель достоверности ($P \leqslant 5\%$).

Как видно из табл. 4, между кариотипами *T. ramosissima* ssp. *muricata*, *T. ramosissima* ssp. *ramosissima* и *T. multicaulis* по общей длине хромосом нет существенной разницы: при 1% уровне существенности t (стандартное)=2.88, а при 0.1% — t=3.92. Не отмечено достоверных отличий между кариотипами *T. ramosissima* ssp. *muricata* и *T. biebersteinii*, а также между *T. glauca* и *Rumia crithmifolia*. При всех других комбинациях сравнения видов между собой их кариотипы по общей длине хромосом достоверно отличаются.

Характер же варьирования общей длины хромосом у всех видов почти одинаковый. Как видно из табл. 4, для видов *Trinia* характерна

ТАБЛИЦА 4

Параметрические критерии *t* (для *M* — слева от знаков тире) и *F* (для σ — справа от знаков тире) общей длины хромосом гаплоидного набора кариотипов

Вид	*Trinia glauca*	*T. multicaulis*	*T. ramosissima* ssp. *muricata*	*T. ramosissima* ssp. *ramosissima*	*T. hispida* ssp. *hispida*	*T. biebersteinii*	*T. kitaibelii*	*Rumia crithmifolia*
Trinia glauca	—	1.15	1.60	2.04	1.19	1.57	2.04	5.10
T. multicaulis	21.00	—	1.39	1.78	1.04	1.81	1.78	4.44
T. ramosissima ssp. *muricata*	23.92	1.26	—	1.28	1.34	2.53	1.28	3.19
T. ramosissima ssp. *ramosissima*	22.90	0.00	1.49	—	1.70	3.23	0.00	2.50
T. hispida ssp. *hispida*	9.00	13.12	14.88	13.54	—	1.89	1.70	4.27
T. biebersteinii	20.85	3.00	2.01	3.20	13.50	—	3.23	3.67
T. kitaibelii	13.59	9.67	12.01	10.90	3.93	11.20	—	2.50
Rumia crithmifolia	1.96	21.81	37.00	37.61	14.50	27.61	21.77	—

незначительная изменчивость общей длины хромосом, так как эмпирическое значение *F* меньше значения стандартного: при 1% уровне существенности *F* (стандартное)=3.2 и при 0.1% — *F*=4.8.

Таким образом, по степени варьирования общей длины хромосом гаплоидного набора между кариотипами рода *Trinia* нет достоверной разницы. Что же касается кариотипа *Rumia crithmifolia*, то по этому показателю он достоверно отличается от кариотипов *T. glauca*, *T. multicaulis*, *T. hispida* ssp. *hispida* и *T. biebersteinii* только при 1% уровне существенности. При более высоком уровне существенности (0.1%) он имеет достоверные отличия только от кариотипа *T. glauca* (*F*=5.1).

Кариотип *T. kitaibelii* резко отличается от остальных. Кроме иного диплоидного числа (2n=20), как уже отмечалось, для него характерна очень длинная первая пара метацентрических хромосом, превышающая длину самой короткой пары более чем в 3 раза. По своей морфологии она является метацентрической, тогда как у остальных кариотипов первая пара — субметацентрическая.

T. kitaibelii в системе Б. К. Шишкина (1950) вместе с *T. multicaulis*, *T. glauca* (=*T. stankovii*) и *T. ramosissima* ssp. *ramosissima* (=*T. polyclada*) включена в секцию *Trinia* (=*Leptopus*), для которой характерны тонкие (нитевидные) плодоножки. По нашим данным, этот вид резко обособлен от видов этой секции не только по признакам кариотипа, но и по ряду внешне морфологических особенностей растения, анатомии плода и морфологии пыльцевых зерен. Все эти данные говорят о необходимости выделения *T. kitaibelii* в отдельную секцию.

В 1852 г. Х. Годе (Godet, 1852) из окрестностей Оренбурга описал *T. muricata*, для которой характерны шероховато-волосистые плоды. Б. К. Шишкин (1950) выделил из *T. ramosissima* в понимании Ледебура новый вид — *T. polyclada*, у которого в отличие от *T. muricata* плоды голые. *T. muricata*, описанную Годе, Шишкин помещает в секцию *Pachypus*, для которой характерны утолщенные плодоножки, а *T. polyclada* — в секцию *Leptopus* с нитевидными плодоножками. Проведенные нами анатомические исследования плодов и биометрическая обработка некоторых признаков этих двух видов не выявили тех различий, по которым, согласно Шишкину, *T. muricata* отличается от *T. polyclada*. У обоих видов плодоножки нитевидные. Единственным признаком, по которому, как правило, можно их различать, является степень шероховатости плодов, у *T. muricata* плоды от сильно до слабо шероховатых, у *T. polyclada* плоды почти голые. Характерно, что степень шероховатости варьирует в пределах одной и той же популяции и в значительной степени зависит от зрелости плода. По-видимому, *T. muricata* и *T. polyclada* представляют собой географические расы, для выделения которых в видовые ранги

еще нет достаточных оснований. Учитывая наличие тонких плодоножек у *T. muricata* и почти полное сходство с *T. polyclada*, что подтверждается и кариологическими данными, мы считаем целесообразным поместить *T. muricata* в секцию *Trinia* (=*Leptopus*,) а сами виды с их переходными формами рассматриваем как географические расы (подвиды) *T. ramosissima* в смысле Ледебура, дифференциация которых еще не достигла видового уровня.

Кариотип *T. biebersteinii* близок к кариотипу *T. hispida* ssp. *hispida*, что также является одним из доказательств принадлежности их к одной секции (*Pachypus*).

Выводы

1. Для видов *Trinia* характерны два диплоидных числа хромосом: 2n=18 и 2n=20 (*T. kitaibelii*). *Rumia crithmifolia* имеет в наборе 18 хромосом.

Хромосомы всех изученных видов *Trinia* и *Rumia* мета- и субметацентрические. В кариотипах *Trinia* одна пара наиболее асимметричных хромосом имеет маленький спутник. В секции *Trinia* (=*Leptopus*) : *T. glauca*, *T. multicaulis*, *T. ramosissima* ssp. *ramosissima* и *T. ramosissima* ssp. *muricata* — спутник несет третья пара хромосом, а в секции *Pachypus* (*T. hispida* ssp. *hispida*, *T. biebersteinii*) — вторая.

2. Наиболее асимметричный кариотип отмечен у *T. hispida* ssp. *hispida* наименее асимметричный — у *T. multicaulis*. По величине общей длины хромосом гаплоидного набора первое место занимает кариотип *T. biebersteinii* (39.99 мкм), последнее — *Rumia crithmifolia* (21. 08).

3. При сравнении кариотипов по общей длине хромосом гаплоидного набора на основании вычисления ряда выборочных параметров (M и σ) обнаружена идентичность между *T. ramosissima* ssp. *ramosissima* и *T. ramosissima* ssp. *muricata*. Достоверные различия между кариотипами этих видов, с одной стороны, и *T. multicaulis* — с другой, не установлены. Мало различаются также между собой кариотипы *T. ramosissima* ssp. *maricata* и *T. biebersteinii*, *T. glauca* и *Rumia crithmifolia*. Для всех остальных комбинаций сравниваемых видов имеется достоверная разница между их кариотипами по общей длине хромосом.

Что касается характера варьирования кариотипов относительно признака общей длины хромосом σ между видами *Trinia*, то здесь достоверной разницы нет. По этому параметру лишь кариотип *Rumia crithmifolia* достоверно отличается от видов *Trinia*.

4. Кариотип *T. kitaibelii* резко выделяется из остальных по числу хромосом и их морфологии. Кариотипическая обособленность сопровождается рядом специфических признаков внешней морфологии растений и анатомии плода. Все эти данные свидетельствуют о целесообразности выделения *T. kitaibelii* в отдельную секцию.

5. Идентичность кариотипов *T. muricata* и *T. polyclada* подтверждает наблюдаемое сходство этих видов по внешней морфологии и анатомии плодов, что говорит в пользу перенесения *T. muricata* из секции *Pachypus* Schischk. в секцию *Trinia* (=*Leptopus* Schischk.). Полученные данные не дают оснований для интерпретации этих рас в качестве самостоятельных видовых единиц, их целесообразнее рассматривать на уровне подвидов *T. ramosissima* в понимании Ледебура.

6. Одинаковое диплоидное число и близкая морфология хромосом монотипного рода *Rumia* и видов *Trinia* являются одним из доказательств (помимо некоторых анатомических данных) близкого родства этих родов. Однако имеющиеся существенные различия, особенно во внешней морфологии плода и ряде анатомических признаков, не дают оснований для объединения их в один род, как это делают некоторые авторы.

ЛИТЕРАТУРА

Агаратян А. Г. (1939). Гетерохромосома у дикого шпината. ДАН СССР, 25, 1 — Кордюм Е. Л. (1967). Цитоэмбриология семейства зонтичных. — Федорончук Н. М. (1977). Цитотаксономическая характеристика двух видов рода

Trinia Hoffm. (*Apiaceae*). Бот. ж., 62, 9. — Шишкин Б. К. (1950). Зонтичные. Флора СССР, XVI. — Bakšay L. (1958). The chromosome numbers of Ponto-Mediterraneau plants species. Ann. Hist. mus. National. Hungarici, 1, ser. nov. 9. — Borsos O. (1970). Contributions to the knowledge on the chromosome numbers of phanerogams growing in Hungary and south-eastern Europe. Acta Bot. Acad. Hung., 16, 3—4. — Favarger C. (1973). Cytotaxonomie de quelques orophytes des Abruzzes. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 18, 1—2. — Gardé A., N. Malheiros-Gardé. (1949). Contribuiçao para o estudo cariologico da familia *Umbelliferae*, I. Agron. Lusit., 11, 2. — Gardé A., N. Malheiros-Gardé. (1954). Contribuiçao para o estudo cariologico da familia *Umbelliferae*, III. Broteria, 23, 1. — Godet Ch. H. (1852). Flora du Jura. Neuchatel-Berne. — Kapoor B., A. Löve. (1970). Chromosomes of rocky mountain *Ranunculus*. Cariologia, 23, 4. — Lovka M., F. Sušnik. (1971). In IOPB chromosome number. Reports XXXIV. Taxon, 20, 5—6. — Wanscher J. (1934). Studies on the chromosome numbers of the *Umbeliferae*. III. Bot. Tidsskr., 42.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 III 1978.

УДК 005 : 582.57

К. Г. Таманян, А. И. Погосян

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *ASPARAGUS* L. (*LILIACEAE*)

K. G. TAMANIAN, A. I. POGOSIAN. CYTOTAXONOMICAL STUDIES IN CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS *ASPARAGUS* L. (*LILIACEAE*)

Излагаются результаты цитологического изучения четырех кавказских видов рода *Asparagus*: *A. bresleranus* Schult. et Schult. f., *A. verticillatus* L., *A. officinalis* L., *A. persicus* Baker. Приводятся хромосомные числа и описания морфологии хромосом этих видов. Выявлена новая хромосомная раса для *A. persicus* с 2n=60; впервые приводится число хромосом для *A. bresleranus* (2n=20). Установлен факт непостоянства хромосомных чисел в меристематической ткани у всех изученных видов. Подтверждается наличие на Кавказе только четырех видов рода *Asparagus*.

Исследование видов рода *Asparagus*, систематика и номенклатура которых очень запутана, сопряжено с рядом трудностей. Совершенно недостаточно изучение гербарного материала, так как при высушивании многие важные диагностические признаки искажаются. Необходимо наблюдение видов этого рода в природных условиях. С этой целью многие местообитания посещались нами неоднократно в разное время вегетационного периода. Изучение большого количества экземпляров в природных условиях позволило выявить огромный полиморфизм видов, который привел к нежелательному дроблению некоторых из них. Данные, полученные нами при изучении кладодиев (Таманян, 1975а), спермодермы и общей морфологии, позволили предположить, что на Кавказе произрастает всего 4 вида рода *Asparagus* (Таманян, 1975б), хотя по различным сводкам для этого региона приводится до 16 видов.

В кариологическом отношении род *Asparagus* изучен недостаточно. Опубликованные данные в основном касаются только чисел хромосом. Детальная характеристика кариотипа, размеры и морфология хромосом до сих пор оставались вне поля зрения исследователей. Для рода *Asparagus* имеются данные о числах хромосом 39 видов из 300, приводимых Уиллисом (Willis, 1973). Впервые хромосомы рода *Asparagus* были изучены Шои и Накамурой (Shoji, Nakamura, 1928). У *A. officinalis* они определили число 2n=20. Эти данные были подтверждены Тишлером (Tischler, 1934), который впервые указал, что основное число у этого рода x=10. В настоя-

щее время *A. officinalis* детально изучен, для него установлен внутривидовой полиплоидный ряд с 2n=20, 40 (Davies, Willis, 1959). Числа хромосом этого вида исследовались многими учеными. Ряд авторов (Bozzini, 1959; Morrisson, Rajhathy, 1960; Löve A., D. Löve, 1964) установили для него тетраплоидное число 2n=40. Кроме того, этому виду посвящен ряд экспериментальных работ, касающихся индуцированных аутотетраплоидов, а также селекции и эмбриологии (Laroche, 1964; Janaki, Kaul, 1967).

Первое цитотаксономическое исследование в роде *Asparagus* было предпринято Боццини (Bozzini, 1959), который изучил 8 видов флоры Италии.

Представляет интерес работа Шарма (Sharma, Bhattacharyya, 1957), в которой даны результаты цитологического исследования четырех видов рода *Asparagus* и шести видов рода *Lilium*, произрастающих в Индии. У хромосом всех изученных видов были выявлены вторичные перетяжки и обнаружены вариации хромосомных чисел в соматической ткани большинства особей. По данным Шарма, подобные вариации чаще встречались у видов рода *Lilium*, чем у *Asparagus*. Поскольку в этих родах превалирует вегетативный способ размножения, авторы предполагают, что подобные соматические изменения могут изменять растущие части генотипически и посредством этого обеспечивать происхождение новых форм. Интересно отметить, что у гексаплоидного *A. sprengeri* наблюдается наибольшее число отклонений от типичного хромосомного числа.

Камо (Kamo, 1929) и Флори (Flory, 1932) установили для *A. officinalis* на кавказском материале гаплоидное число n=10. Для *A. scaber* с Кавказа Боццини (Bozzini, 1959) приводит число 2n=40 (этот вид рассматривается нами в составе *A. persicus*). Осака (Osaka, 1938) установил для *A. tenuifolius* соматическое число 2n=20. Этот вид приводится большинством авторов в синонимах *A. officinalis*. Среди исследованных Боццини экземпляров *A. verticillatus* есть образцы с Кавказа, для которых установлено 2n=20. Все эти исследования касаются только хромосомных чисел и не затрагивают их морфологии.

Предпринятое нами исследование ставило перед собою цель кариологически изучить кавказские виды рода *Asparagus* для уточнения их объема и разграничения видов.

Материал и методика

Материал для цитологических исследований был собран нами во время многочисленных экспедиций в разные районы Армении с 1972 по 1975 гг. Для цитологического исследования были отобраны экземпляры из различных популяций с сильно варьирующими экзоморфными признаками. Семена высевались в чашках Петри и подвергались воздействию низких температур в течение 3—5 дней. Необходимо отметить, что семена прорастают плохо (около 20% всхожести). Метафазные пластинки хромосом изучались в меристеме кончиков корней. Перед фиксацией проводилась предварительная обработка материала насыщенным раствором монобромнафталина в течение 5 час или 0.2% водным раствором колхицина в течение 2 час, затем материал переносился на 2 часа в 0.002 *M* раствор 8-оксихинолина при 10° С. Далее применялись фиксатор Батталья (5 : 1 : 1 : 1) в течение 5 мин, промывка в 1 *N* HCl, холодный гидролиз (20 мин) в 50% HCl, окраска реактивом Шиффа (фуксин, сернистая кислота) в течение 20—30 мин. После промывки в 45% уксусной кислоте корни раздавливали с контролем под микроскопом. Временные препараты переводились в постоянные. Подсчет хромосомных чисел проводили при увеличении 100×12.5. Хромосомы измерялись при помощи окулярмикрометра марки МОВ-1-15*. Особое внимание уделялось подбору однородных по степени спирализации пластинок. Измерялось 10—12 метафазных пластинок для каждого вида. При описании кариотипов нами приводятся максимальные и минимальные размеры для каждой хромосомы.

Результаты и обсуждение

Приводим кариологическую характеристику изученных нами кавказских видов рода *Asparagus*.

1. *A. bresleranus* Schult. et Schult. f. (см. рисунок, *A*).

2n=20. Соматическое число хромосом приводится впервые.

Изученные экземпляры: Нахичеванская АССР, окрестности солерудника, 15 VII 1972, №№ 57, 58, 64, 65[1], К. Таманян.

Из всех изученных нами кавказских видов данного рода *A. bresleranus* является наиболее мономорфным. Макроморфологические признаки его почти не варьируют, специфично также его местообитание — глинистые засоленные сухие почвы. Исследованные нами образцы этого вида оказались идентичны кариологически.

В кариотипе этого вида нами выделены две группы хромосом: метацентрические и субметацентрические. В группу метацентриков входят три пары хромосом (I—III). Первая пара гомологичных метацентриков легко идентифицируется по длине (1.5—2 мкм) и наличию деспирализованного спутника. Две другие пары хромосом не могут быть выделены как индивидуальные на том основании, что их размеры колеблются в одинаковых пределах (1—2 мкм). В группу субметацентриков входит семь пар хромосом (IV—X). IV пара выделяется наличием двух вторичных перетяжек, V пара — одной перетяжкой. Размеры IV и V пары — от 1 до 2 мкм. VI—VIII пары хромосом имеют примерно одинаковую длину, из них VI пара выделяется благодаря наличию точечного спутника на дистальном плече. IX и X пары субметацентрических хромосом незначительно различаются по длине. Размеры IX пары — от 1 до 2, X пары — 0.5—1.5 мкм. Общая длина хромосом набора 14.5—24.5 мкм.

2. *A. verticillatus* L. (см. рисунок, *Б*).

2n=20. Приводимое нами число хромосом подтверждает исследования Боццини (Bozzini, 1959). Дилей (Delay, 1947) приводит для этого вида анеуплоидное число 2n=24.

Изученные экземпляры: АрмССР, Азизбековский р-н, окр. с. Заритап, на сухом каменистом склоне, 26 IX 1974, № 707, К. Таманян; Ехегнадзорский р-н, ущелье Аяр в окр. с. Агавнадзор, глинисто-щебнистые склоны, 10 VII 1974, № 646, К. Таманян, А. Погосян, Л. Мнацаканян; Варденисский р-н, окр. с. Бабаджан-Дара, 15 IX 1974, № 680, К. Таманян; Азизбековский р-н, между городами Азизбеков и Джермук, гора Вохчасар, 26 IX 1974, № 307, К. Таманян; Горисский р-н, окрестности развалин монастыря Татев, 15 VIII 1975, № 645, К. Таманян; Абовянский р-н, ущелье Гарни, под крепостью Аменапркич, 26 VIII 1973, № 569, К. Таманян.

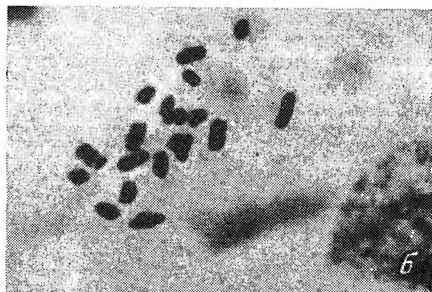
В отличие от *A. bresleranus* этот вид характеризуется необычайно большим полиморфизмом, который проявляется преимущественно в сильной вариабельности длины кладодиев, а иногда и их формы. В результате этого резко изменяется габитус растения, что часто приводило к описанию новых видов.

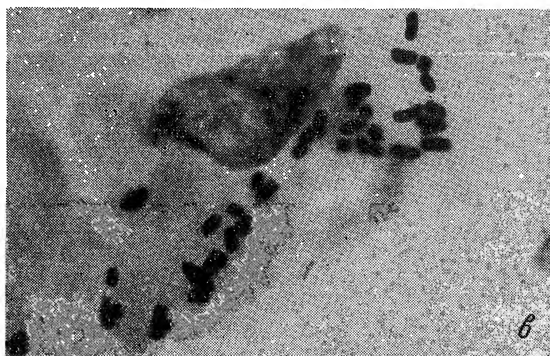
Кариотип этого вида представлен двумя группами хромосом: метацентрическими и субметацентрическими. В группу метацентриков входит две пары (I—II) хромосом, четко идентифицируемых по длине. I пара (2—3 мкм) имеет точечный спутник. Длина II пары варьирует от 0.5 до 1.5 мкм. В группу субметацентриков входят восемь пар хромосом (III—X). III пара хромосом (2—3 мкм) выделяется наличием вторичной перетяжки и спутника на проксимальном плече. IV и V пары несколько различаются по длине (IV — 3—4, V — 2.5—3.5 мкм), при этом IV пара имеет спутник на проксимальном плече. VI—VIII пары хромосом неразличимы по длине (1.5—2.5 мкм). Из них VI пара имеет точечный спутник на проксимальном плече, а VII пара — деспирализованный спутник

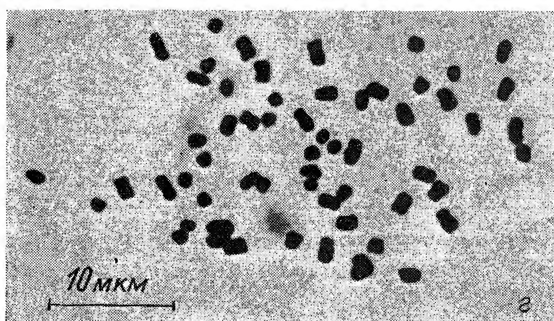
---

[1] Номера гербарных образцов приводятся по гербарию автора и хранятся в гербарии Ботанического института АН АрмССР.









Микрофотографии хромосом четырех кавказских видов рода *Asparagus*.

А — *A. bresleranus* Schult. et Schult. f., *Б* — *A. verticillatus* L., *В* — *A. officinalis* L., *Г* — *A. persicus* Baker.

на дистальном плече. Длина IX и X пары — от 0.5 до 1.5 мкм. IX пара выделяется наличием деспирализованного спутника на проксимальном плече. Общая длина хромосом 15.5—25.5 мкм.

3. *A. officinalis* L. (см. рисунок, *В*).

2n=40. Определенное нами число подтверждает данные некоторых исследователей (Morrison, Rajhathy, 1960; Löve, A., D. Löve, 1964). В то же время ряд авторов (Shoji, Nakamura, 1928; Kamo, 1929; Flory, 1932; Tischler, 1934, и др.) приводят для этого вида диплоидное число 2n=20.

Изученные экземпляры: АрмССР: Ехегнадзорский р-н, ущелье Аяр в окр. с. Агавнадзор, глинисто-щебнистые склоны, 10 VII 1974, № 596, К. Таманян; Азизбековский р-н, с. Чайкенд, 16 VIII 1972, № 168, К. Таманян; Азизбековский р-н, между городами Азизбеков и Джермук, левая стена ущелья р. Арпа, гора Арчасар (Айдараси), зап. склон, 12 VII 1974, № 591, К. Таманян; Сисианский р-н, г. Сисиан, около лесхоза, 2 IX 1972, № 507, К. Таманян; Сисианский р-н, окрестности водопада Шаки, 2 IX 1972, № 115, К. Таманян.

Этот вид, как и предыдущий, чрезвычайно полиморфен, что выражается в значительной вариабельности длины и толщины кладодиев, в числе

кладодиев в мутовках. Однако цитологическое исследование различных форм этого вида выявило идентичность их кариотипов.

Кариотип этого вида характеризуется наличием двух групп хромосом: метацентрических и субметацентрических. В группу метацентриков входят пять пар (I—V), различающихся по длине хромосом: I пара — 1.5—2.5, II, III, IV пары — 0.5—1.5 мкм. V пара (около 0.5 мкм) — самая короткая хромосома кариотипа.

В группу субметацентриков входит 15 пар хромосом (VI—XX). VI и VII пары выделяются наличием вторичной перетяжки и спутника на проксимальном плече, но различаются длиной: VI пара — 2.5—3.5, VII пара — 1.5—2.5 мкм. Длина VIII и IX пар хромосом колеблется в одинаковых пределах от 2.5 до 3.5 мкм, VIII пара имеет спутник на проксимальном плече. Длина X—XIII пар хромосом также варьирует примерно в одинаковых пределах (1.5—2.5 мкм), причем X и XIII пары — спутничные. Длина XIV и XV пар хромосом — от 1 до 2 мкм. Размеры остальных пяти пар (XVI—XX) хромосом варьируют от 0.5 до 1.5 мкм, при этом XVI пара имеет деспирализованный спутник на дистальном плече, а XVIII пара— точечный спутник на проксимальном плече. Общая длина хромосом набора 23.0—42.0 мкм.

4. *A. persicus* Baker (см. рисунок, *Г*).

2n=60. Гексаплоидное число приводится нами впервые. О. И. Захарьева и Л. М. Макушенко (1969) для *A. persicus* из Средней Азии указывают 2n=40. Гексаплоидное число было установлено ранее для *A. splendens* (Sato, 1942) и *A. sprengeri* (Osaka, 1938; Ischii, 1965; Sharma, Bhattacharyya, 1957; Riley, 1962).

Изученные экземпляры: Арм ССР: Ехегнадзорский р-н, ущелье Мейри в 5 км от с. Арени, 9 VII 1974, № 610, К. Таманян, Л. Мнацаканян, А. Погосян; Ехегнадзорский р-н, ущелье Мейри, окр. с. Арени, 9 VII 1974, № 602, К. Таманян, Л. Мнацаканян, А. Погосян; Нахичеванская АССР, гора Вели-Даг, 13 VIII 1974, №№ 649, 650, К. Таманян.

Этот вид также очень полиморфен и представляет значительный интерес, так как обладает наибольшим количеством отклонений от типичного для него числа хромосом. У экземпляра, собранного на горе Вели-Даг, вообще не удалось определить соматическое число хромосом, поскольку почти каждая пластинка имела разные числа — 2n=51, 57, 64, 68, 73, а иногда 80 и больше. У остальных изученных нами экземпляров этого вида число хромосом в наборе было более постоянным. В кариотипе присутствуют три пары метацентрических хромосом длиной от 1.5 до 0.5 мкм, 13 пар сравнительно крупных субметацентрических хромосом (до 2.5 мкм дл.), две пары из которых имеют вторичные перетяжки, 16 пар субметацентрических хромосом (1.5—0.5 мкм). Остальные 6 пар хромосом (около 0.5 мкм дл.) невозможно идентифицировать. На некоторых метацентрических и субметацентрических хромосомах отмечены спутники, иногда деспирализованные.

Выводы

Полученные данные позволяют утверждать, что произрастающие на Кавказе четыре вида рода *Asparagus* имеют четко различающиеся по морфологии хромосом кариотипы. Экземпляры одного вида, представляющие собой крайние морфологические формы, кариотипически идентичны.

У представителей рода *Asparagus* наблюдается полиплоидный ряд с 2n=20, 40, 60. Это свидетельствует о том, что микроэволюционные процессы происходят на основе кратных изменений чисел хромосом. В результате обобщения литературных и собственных данных очевидно, что полиплоидия обнаруживается не только внутри рода, но и в пределах отдельных видов. Так, для *A. verticillatus* и *A. officinalis* установлено 2n=20, 40, а для *A. persicus* — 2n=40, 60.

Изучение четко идентифицируемых хромосом у *A. officinalis* показало, что кариотип его состоит из двух морфологически несхожих хромосомных наборов, т. е. данный вид является аллотетраплоидом.

Для видов *Asparagus* свойственно непостоянство соматических хромосомных чисел. При этом с возрастанием степени плоидности количество отклонений от нормального диплоидного числа увеличивается, а у морфологически устойчивого диплоида *A. bresleranus* подобные отклонения единичны. Возможно, что этот фактор также играет определенную роль в процессе видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

Захарьева О. И., Л. М. Макушенко. (1969). Хромосомные числа однодольных растений из семейств *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Araceae*. Бот. ж., 54, 8. — Таманян К. Г. (1975а). К анатомическому исследованию кладодиев некоторых представителей рода *Asparagus* L. Биол. ж. Армении, 28, 5. — Таманян К. Г. (1975б). К систематике кавказских представителей рода *Asparagus* L. Уч. зап. ЕГУ, 2, 129. — Bozzini A. (1959). Revisione cito-sistematica del genere *Asparagus* L. Le specie di *Asparagus* della flora italiana e chiave analitica per la loro de determinazione. Caryologia, 12, 2. — Davies E. W., A. I. Willis. (1959). Polyploidy in *Asparagus*. Proc. Bot. Soc. British Isles, 3. — Delay C. (1947). Recherches sur la structure des novaux quiescents chez les Phanerogames. Rev. Cytol. et Cytophysiol. vég., 9, 10. — Flory W. S. (1932). Genetic and cytological investigations on *Asparagus officinalis* L. Genetics, 17. — Ischii K. (1956). Cytological studies on some *Asparagus*. II. On the relation of same *Asparagus* plants from the standpoint of karyotypes. Japan. Journ. Genetics, 31, 10—11. — Janaki Ammal E. K., B. L. Kaul. (1967). Cytomorphological studies in autotetraploid *Asparagus officinalis* L. Proc. Ind. Acad. sci., Sect. B., 65, 1. — Kamo I. (1929). Einige Beobactungen über die Chromosomen von *Asparagus officinalis* L. Bot. Mag. Tokyo, 43. — Laroche J. (1964). Étude de la mégasporogénèse et de la mégagamétogénèse chéz l'*Asparagus officinalis* L. Rev. gén. bot., 71, 845. — Löve A., D. Löve. (1964). IOPB Chromosome number reports. Taxon, I—IX, 13, 6. — Morrison I. W., T. Rajhathy. (1960). Frequency of quadrivalents in autotetraploid plants. Nature (London), 187, 4736. — Osaka S. (1938). On the chromosome numbers of some *Asparagus* species. Commen. Pap. Agron. M. Akemine. — Riley H. P. (1962). Chromosome studies in same South African Monocotyledons. Canad. Jour. Genet. and Cytol., 4, 1. — Sato D. (1942). Karyotype alteration and phylogeny in *Liliaceae* and allied families. Japan. Jour. Bot., 12, 1—2 : 57. — Sharma A. K., B: Bhattacharyya. (1957). Cytology of six species of *Asparagus* and *Lilium*. Phyton (Buenos Aires), 8, 1. — Shoji T., T. Nakamura. (1928). On the dioecism of garden *Asparagus* (*A. officinalis* L.). Japan. Journ. Bot., 4. — Tischler G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploids für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an andere Florenbiete. Bot. Jahrb., 67. — Willis J. C. (1973). A dictionary of the flowering plants and ferns.

Ботанический институт
АН АрмССР,
Ереван.

Получено 11 IV 1978.

УДК 581.9 (517.3)

В. И. Грубов

ВОСЬМОЕ ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ФЛОРЫ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ [1]

V. I. GRUBOV. THE EIGHTH SUPPLEMENT TO THE LIST OF FLORA OF MONGOLIAN PEOPLES REPUBLIC

Обработка коллекции растений, собранной участниками геоботанического отряда Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции Е. И. Рачковской и Е. А. Волковой в 1977 г. на крайнем

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

юго-западе МНР, в Заалтайской и Джунгарской Гоби, выявила целый ряд интереснейших находок новых для территории республики видов. Они составляют очередное дополнение к списку флоры МНР.[2] В идентификации растений приняли участие сотрудники Гербария высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР В. М. Виноградова (*Seseli* L.) и С. Ю. Липшиц (*Saussurea* DC.), которым автор выражает свою искреннюю признательность.

1. ***Eremopyrum distans*** **(C. Koch) Nevski.** Джунг. Гоби: сев. подгорная равнина хр. Байтак-Богдо в 90 км к югу от центра сомона Булган, в сайре под кустами караганы, 9 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Восточносредиземноморский пустынный вид.

2. ***Colligonum gobicum*** **Bunge ex Meisn.** in DC. Prodr. 14(1856)29. Заалт. Гоби: гранитный массив Хатын-Хайрхан-Ула (в 40 км к зап. от оазиса Дзахой), внутренняя межгорная равнина, 25 VII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Монгольско-гобийский пустынный вид.

3. ***Calligonum junceum*** **(Fisch. et Mey.) Litw.** Джунг. Гоби: подгорная равнина гор Сарийн-Нуру, караганово-полынная пустыня на песках, 2 VIII; шлейф горы Бамбугэр-Ула в 10 км к сев.-сев.-зап. от центра Алтай сомона, 2 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Казахстанский (джунгаро-туранский) пустынный псаммофил.

4. ***Megacarpaea megalocarpa*** **(Fisch. ex DC.) B. Fedtsch.** Джунг. Гоби: близ горы Алаг-Нохой (в 55 км к зап.-юго-зап. от центра Булган сомона), в саксаульнике по склону увала (палеогеновые глины), 7 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Казахстанский пустынно-степной вид.

5. ***Sisymbrium subspinescens*** **Bunge.** Джунг. Гоби: южн. окраина гор Варангиин-Хара-Нуру (в 30 км к юго-зап. от центра Булган сомона), по днищу сайра, 6 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Казахстанский пустынный вид.

6. ***Torularia korolkowii*** **(Regel et Schmalh.) O. E. Schulz.** Джунг. Гоби: близ горы Алаг-Нохой (в 55 км к зап.-юго-зап. от центра Булган сомона), по склону увала в саксаульнике (на палеогеновых глинах), 7 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Казахстанский горный пустынно-степной вид.

7. ***Tetracme quadricornis*** **(Steph.) Bunge.** Джунг. Гоби: близ горы Алаг-Нохой (в 55 км к зап.-юго-зап. от центра Булган сомона), по склону увала в саксаульнике (на палеогеновых глинах), 7 VIII; подгорная равнина хр. Байтак-Богдо в 90 км к югу от центра Булган сомона, в сайре под кустами караганы, 9 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Переднеазиатско-казахстанский пустынно-степной вид.

8. ***Zygophyllum kaschgaricum*** **Boriss.** Джунг. Гоби: сев. шлейф хр. Байтак-Богдо в 10 км к сев.-вост. от заставы Олон-Булак, в каменистом сайре, 10 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Джунгаро-кашгарский пустынный кустарниковый парнолистник с трехкрылыми плодами.

9. ***Seseli eriocarpum*** **(Schrenk) B. Fedtsch.** Монг. Алтай: хр. Хасагту-Хайрхан, сев. бэль, сухое русло Удястуин-Гола у выхода на бэль по дороге Хункыр—Гоби-Алтай, 24 VIII 1972, В. Грубов и др.; Гоби-Алтай: хр. Хурихола-Нуру в 55 км к вост. от центра Гурбан-Тэс сомона, на склоне горы, в трещинах конгломератов, 14 VII; хр. Тосту, в 35 км к зап. от центра Гурбан-Тэс сомона, у подножия горы Хурху-Ула, на гранитах, 15 VII 1973, Е. Волкова (Исаченко) и Е. Рачковская. Определила В. М. Виноградова. — Казахстанский пустынно-степной петрофит.

10. ***Lagochilus bungei*** **Benth.** Джунг. Гоби: хр Барангиин-Хара-Нуру (в 27 км к юго-зап. от центра Булган сомона), в логу, 5 VIII; близ горы Алаг-Нохой (в 55 км к зап.-юго-зап. от центра Булган сомона), в широком сайре среди выходов палеогеновых глин, 7 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Джунгарский пустынно-степной петрофит.

---

[2] См. «Новости систематики высших растений», 1972, 9 : 270—298; «Ботанический журнал», 1971, 56, 11 : 1641—1643; 1972, 57, 12 : 1591—1594; 1974, 59, 2 : 280—282; 1975, 60, 7 : 956—957; 1976, 61, 12 : 1751—1753; 1977, 62, 9 : 1309—1311.

11. ***Echinops ritro* L.** Джунг. Гоби: гора Убход-Ула (в 50 км к зап.-юго-зап. от центра Булган сомона), в каменистом логу, 6 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Понтийско-казахстанский степной вид.

12. ***Saussurea popovii* Lipsch.** 1954. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., 59, 6 : 82. Джунг. Гоби: сев макросклон хр. Байтак-Богдо в 5 км к сев-зап. от заставы Олон-Булак, в каменистом логу, 10 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. Определил С. Ю. Липшиц. — Вторая находка джунгарского пустынного петрофита.

13. ***Saussurea pseudosalsa* Lipsch.** 1954. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., 59, 6 : 79. Заалт. Гоби: в 100 км к зап.-юго-зап. от оазиса Эхийн-Гол, у родника на солончаке, 26 VIII 1976, Е. Рачковская и Дамба. Определил С. Ю. Липшиц. — Вторая находка кашгарского пустынного голафита.

14. ***Scorzonera* sp. nova ex aff. *S. austriaca* Willd.**[3] Джунг. Гоби: горы Сарийн-Нуру (в 30 км к вост.-сев.-вост. от центра Алтай сомона), на южном склоне в караганово-злаково-баглуровом (*Anabasis brevifolia*) сообществе, 2 VIII 1977, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Новый, габитуально весьма своеобразный, пустынно-степной вид.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1978.

УДК 582.572.4 : 581.84 : 581.144

З. Т. Артюшенко, Л. К. Дзидзигури

ЗНАЧЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ РОДА *ZEPHYRANTHES* HERB. (*AMARYLLIDACEAE* JAUME) ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

Z. T. ARTYUSHENKO, L. K. DZIDZIGURI. THE SIGNIFICANCE OF ANATOMICAL STRUCTURE OF VEGETATIVE ORGANS IN THE GENUS *ZEPHYRANTHES* HERB. (*AMARYLLIDACEAE* JAUME) FOR THEIR TAXONOMY

При изучении анатомического строения цветоноса, чешуй луковицы и листа у представителей рода *Zephyranthes* Herb., а также близких родов — *Habranthus* Herb. и *Pyrolirion* Herb. — выявлен ряд существенных особенностей. Лист *Z. candida* Herb. характеризуется прямоугольными клетками верхней эпидермы, проводящими пучками, расположенными кольцом, отсутствием полостей между пучками и ориентацией пучков ксилемой внутрь листа, а флоэмой кнаружи. У всех остальных представителей трех родов клетки эпидермы веретеновидные, сужены к концам, пучки в листе расположены в один ряд, между пучками образуются полости вследствие облитерации клеток, пучки ориентированы ксилемой к верхней, а флоэмой — к нижней поверхности листа.

Выявленные особенности анатомического строения листа *Z. candida* дают основание отнести его к роду *Argyropsis*, установленному для этого вида Рёмером.

Морфологические особенности строения репродуктивных и вегетативных органов амариллисовых достаточно хорошо изучены. Выделен ряд характерных черт цветка, соцветия, листьев и луковиц, которые используются при описании растений. Анатомическое же строение растения до настоящего времени не привлекало особого внимания исследователей. Между тем некоторые черты внутреннего строения вегетативных органов могут оказаться весьма существенными для разграничения близких родов и видов. Так, при исследовании амариллисовых СССР удалось выявить

---

[3] Этот новый вид будет опубликован С. Ю. Липшицем в ближайшее время.

ряд особенностей анатомического строения листа, которые позволили расчленить виды рода *Galanthus* L. на несколько естественных групп (Артюшенко, 1970, 1974).

При исследовании представителей рода *Zephyranthes* Herb. наряду с морфологическими особенностями их органов нами изучалась анатомия их листьев. Полученные данные показали, что по анатомической структуре листа *Z. candida* Herb. резко отличается от всех других видов. Обратившись к первоописанию этого вида мы столкнулись с его интересной историей.

Род *Zephyranthes* и близкие к нему роды — *Habranthus* Herb. и *Pyrolirion* Herb. — были описаны Гербертом в 1837 г. (Herbert, 1837). Лишь один вид рода *Zephyranthes* — *Z. candida* — вызвал у Герберта сомнение, так как по ряду признаков он отличался от всех остальных. Герберт считал, что дополнительные признаки, которые могут быть выявлены при дальнейшем исследовании видов этого рода, помогут окончательно решить этот вопрос. Если выделение *Z. candida* в самостоятельный род будет достаточно обосновано, Герберт предложил назвать его *Argyropsis* по названию страны Аргентины, где этот вид произрастает в огромном количестве по берегам р. Ла Плата.

Спустя 10 лет Рёмер (Roëmer, 1847) возвел *Z. candida* в ранг рода, присвоив ему родовой эпитет, предложенный Гербертом. В дальнейшем монографы рода *Zephyranthes* не сочли возможным выделить *Z. candida* в самостоятельный род и включали его, как и Герберт, в род *Zephyranthes*. Бэкер (Baker, 1888) в своей работе по амариллисовым пересмотрел близкие к *Zephyranthes* роды — *Habranthus* и *Pyrolirion* — и перевел их в ранг подродов. То же сделал в своей работе и Хольмберг (Holmberg, 1905) с тем лишь различием, что подродам он присвоил другие эпитеты.

Однако Силай (Sealy, 1937), тщательно изучив основные морфологические признаки представителей трех родов, приводимые указанными авторами, пришел к заключению, что восстановление родов *Habranthus* и *Pyrolirion* не вызывает сомнений. Он дал подробное описание всех трех родов, подчеркнув отличительные признаки, разграничивающие их.

Изучая морфологические особенности растений видов *Zephyranthes*, выращенных из семян, полученных из различных ботанических садов, мы обнаружили, что, согласно Герберту и Силай, некоторые виды оказались из родов *Habranthus* и *Pyrolirion*. Таким образом, в круг наших исследований попали, кроме ряда видов *Zephyranthes*, также представители двух указанных родов, а именно: *Zephyranthes grandiflora* Lindl. (=*Z. carinata* Herb.), *Z. lindleyana* Herb., *Z.treatiae* S.Wats., *Z. rosea* Lindl., *Habranthus robustus* Herb. (=*Z. robusta* Baker), *H. andersoni* Herb.ex Lindl. (=*Z. andersoni* Baker), *Pyrolirion aureum* (Ruiz et Pavon) Herb. (=*Z. aurea* Baker).

Особенности морфологического строения и характер развития исследуемых растений были частично опубликованы одним из авторов (Дзидзигури, 1978а, б). Данная статья посвящена анатомическому исследованию цветоноса, чешуи луковицы и листа. Поперечный срез цветоноса зарисован при помощи фотоувеличителя, а для остальных рисунков были изготовлены постоянные препараты и засняты при помощи микроскопа NU-2E с микронасадочной камерой.

Цветонос. Анатомическое строение цветоноса у представителей всех трех родов однотипно. Под эпидермой расположены 3—4 ряда изодиаметрических паренхимных клеток, несущих хлорофилл; за ними следуют несколько рядов крупных бесцветных паренхимных клеток, которые в центре стебля облитерируются, образуя обширную полость, заполненную слизью. По бесцветной паренхиме проходят проводящие пучки, расположенные в двух кругах: более мелкие у периферии, крупные во внутреннем круге.

Облитерация клеток в центре цветоноса происходит с началом его роста и протекает довольно бурно: к концу его роста образовавшаяся полость проходит от основания до верхушки цветоноса, т. е. до узла прикрепления цветоножки и крыла. Таким образом, для представителей всех трех родов характерен полый цветонос (рис. 1).

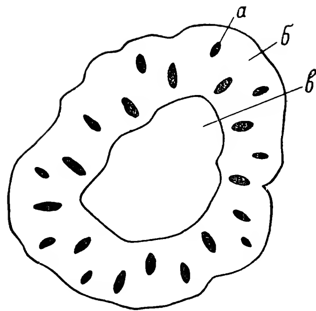


Рис. 1. Схема строения цветоноса *Zephyranthes grandiflora*.

а — проводящие пучки; *б* — паренхимная ткань; *в* — полость, образовавшаяся в результате облитерации клеток (увел. 20).

Строение цветоноса используется для разграничения некоторых родов *Amaryllidaceae*, например у двух близких родов — *Ungernia* Bunge и *Lycoris* Herb. — цветонос без полости, а у *Hippeastrum* Herb. он полый.

Чешуи луковицы. Строение чешуй у всех *Amaryllidaceae* однотипно: они представляют собою влагалище ассимилирующего листа, преобразованное во вместилище питательных веществ. Чешуя состоит из паренхимных клеток, набитых крахмальными зернами. Верхняя и нижняя эпидермы тонкостенны, лишены устьиц. Толщу клеток пронизывают проводящие пучки, число которых неопределенно, они расположены в один ряд. Различия в строении чешуи изученных видов заключаются лишь в количестве рядов клеток и их размеров, что выражается в толщине чешуй. С началом роста молодых листьев и цветоноса бурно протекает процесс освобождения клеток от крахмала и вслед за этим начинается их облитерация (рис. 2, см. вклейку). Оба эти процесса начинаются с верхушки чешуи и от внутренней эпидермы к наружной. Чешуя быстро высыхает и в конце концов отмирает.

Лист. У всех исследованных представителей трех родов листья линейные, плоские, за исключением *Z. candida*, имеющего округлые или полуокруглые на поперечном срезе листья.

Анатомическое строение их характеризуется следующими чертами. Верхняя и нижняя эпидерма представлена довольно мелкими клетками, покрытыми с наружной стороны кутикулой. С верхней и нижней сторон листа среди клеток эпидермы расположены устьица. С поверхности листа клетки эпидермы выглядят удлиненными, суженными к обоим концам. Длина клеток и степень суженности к концам выражены у разных видов в различной степени, однако общий характер строения эпидермы сохраняется (рис. 3, *1* — см. вклейку). К верхней эпидерме примыкают 1—2 ряда слегка удлиненных палисадных клеток, а к ним — 2—3 ряда изодиаметрических, составляющих ассимиляционную ткань листа. К нижней эпидерме также прилегает хлорофиллоносная ткань, состоящая из 2—3 рядов изодиаметрических клеток. Между верхним и нижним слоями ассимиляционной ткани располагаются крупные бесцветные паренхимные клетки, в толще которых размещаются проводящие пучки. По мере роста пластинки листа бесцветные клетки облитерируются, образуя между проводящими пучками, расположенными в один ряд, полости, что придает листу на поперечном срезе характерную ажурность. Самый крупный пучок проходит по середине листа и соответствует центральной жилке. Остальные пучки располагаются по направлению к краям листа, убывая в размере. Пучки окружены мелкими паренхимными клетками (обкладкой), соединяющими пучок с ассимиляционными клетками верхней и нижней сторон листа. Пучки ориентированы ксилемой к верхней, а флоэмой — к нижней поверхности листа (рис. 4).

Совершенно иная картина анатомического строения листа у *Z. candida*. На поперечном срезе форма его округлая, слегка сплющенная. Эпидерма состоит из мелких клеток, покрытых тонким слоем кутикулы, которая прерывается многочисленными устьицами по верхней и нижней поверхностям листа. Сверху клетки эпидермы выглядят удлиненными,

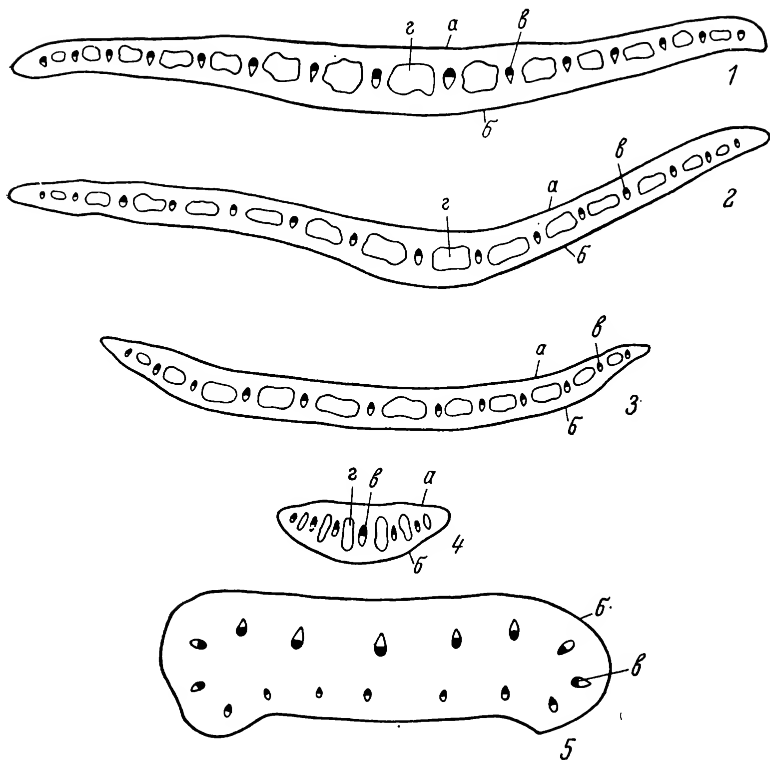


Рис. 4. Схемы строения листьев на поперечном срезе.

1 — Zephyranthes grandiflora, 2 — Z. treatiae, 3 — Habranthus robustus, 4 — Pyrolirion aureum, 5 — Zephyranthes candida.
а — верхняя, *б* — нижняя эпидерма, *в* — проводящие пучки, — полости между проводящими пучками.

прямоугольными, не суженными к концам, как это было характерно для всех предыдущих видов (рис. 3, *2*).

Под верхней и нижней эпидермами располагается ряд слегка удлиненных, а за ним несколько рядов изодиаметрических хлорофиллоносных клеток. Все остальное пространство листа заполнено тонкостенными бесцветными клетками, более крупными в центре листа. В этой ткани разбросаны крупные межклетники, заполненные слизью. В толще бесцветной паренхимы расположены проводящие пучки, причем не в один ряд, как у предыдущих видов, а кольцом и ориентированы они необычно, т. е. ксилемой к центру листа, а флоэмой — к эпидерме. Более крупные пучки прилегают к верхней поверхности листа, а мелкие — к нижней. Полостей между пучками, как это свойственно другим видам, здесь нет (рис. 4; 5, *3*, *4* — см. вклейку).

Такой тип строения листа можно назвать унифациальным, односторонним — снаружи лист имеет только нижнюю эпидерму, тогда как верхняя отсутствует.

Таким образом, в анатомическом строении листа *Z. candida* выявлен ряд черт, свойственных только этому виду и не найденных не только у исследованных видов рода *Zephyranthes*, но и у представителей близких родов — *Habranthus* и *Pyrolirion*. Эти данные послужили основанием к тому, чтобы снова возвратиться к обсуждению вопроса, волновавшего Герберта почти 150 лет назад, — включать этот вид в род *Zephyranthes* или выделить его в самостоятельный род, как это сделал Рёмер, назвав его *Argyropsis?*

Из характерных морфологических признаков, свойственных только *Z. candida*, можно указать следующие: многолетние округлые листья; цельное крыло; очень короткая трубка околоцветника; пыльники при-

креплены к нитям близ основания, не качающиеся; рыльце трехлопастное, с тупыми лопастями.

Уже эти признаки Рёмер признал достаточно существенными для перевода *Z. candida* в ранг рода. Если же к этому прибавить еще столь существенные анатомические черты строения листа, то сомневаться в правильности выделения этого вида в самостоятельный род не приходится.

Ниже приводится характеристика рода *Argyropsis* с рядом уточнений и дополнений.

Род *Argyropsis* Herb. ex Roem.

1847, Fam. Nat. 4 : 125. — *Zephyranthes* Herb. 1837, *Amaryllidaceae* : 176, p. p. quoad § 2; Sealy, 1937, Journ. Royal Hortic. Soc. 62, 5 : 206. — *Zephyranthes* subgen. *Zephyranthes* Baker, 1888, Handb. Amaryll. : 30 p. p. — *Zephyranthes* subgen. *Euzephyranthes* Holmb. 1905, Amaryllidaceas Argentinas. Ann. Mus. Nation. Buenos Aires, 12 : 102 p. p.

Луковица небольшая, несет одновременно 2—3 округлых или полуокруглых унифациальных многолетних листа; проводящие пучки листа расположены кольцом, с ксилемой, ориентированной к центру кольца, флоэмой наружу; полости между пучками отсутствуют; клетки эпидермы прямоугольные, не сужены к концам, иногда их короткие стенки косые. Цветонос полый. Крыло трубчатое, внизу охватывает цветоножку, вверху свободное, однобокое, с нерасщепленной верхушкой, цельное. Цветок одиночный, с очень короткой трубкой и с шестью почти равными молочно-белыми сегментами, 3 наружных сегмента слегка шире внутренних. Тычинки почти прямые, со слегка изогнутыми нитями, расположены в 2 ряда, наружные немного длиннее внутренних; пыльники почти прямые, прикреплены к нитям близ основания, не качающиеся. Завязь нижняя, столбик тонкий, слегка отклоненный, почти равен тычинкам: рыльце головчатое, трехлопастное с тупыми лопастями. Плод мясистая коробочка; семена плоские.

Монотипный род.

A. candida Lindl. **Roëm. 1847, Fam.** Nat. 4 : 125. — *Amaryllis candida* Lindl. 1823, Bot. Reg. 9, t. 724. — *Zephyranthes candida* Herb. 1837, *Amaryllidaceae* : 176; Baker, 1888, Handb. Amaryll. : 34; Holmb. 1905, Amaryllidaceas Argentinas Ann. Mus. Nation. Buenos Aires, 12 : 108; Sealay, 1937, Journ. Royal Hortic. Soc. 62, 5 207.

A. candida произрастает на болотистых берегах р. Ла Плата в изобилии, создавая иллюзию серебристости ее берегов, откуда и возникло ее название. Культивируется в теплых и умеренных странах легко, поэтому широко распространен в культуре. В пределах СССР успешно выращивается в ряде пунктов Черноморского побережья Кавказа.

Для *Z. candida* Герберт описал ряд разновидностей: а) с крупными цветками (из Лимы), б) с мелкими цветками (с берегов Ла Платы), в) с красноватой трубкой крыла (из Буэнос-Айреса), г) с четырехгнездной коробочкой, с 8 сегментами и 8 тычинками.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — (Артюшенко З. Т.) Artjushenko Z. T. (1974). *Galanthus* L. (*Amaryllidaceae*) in Greece. Ann. Mus. Goulandris, 2 : 9—21. — Дзидзигури Л. К. (1978а). Строение и развитие луковицы *Zephyranthes candida* Herb. (*Amaryllidaceae*), Бот. ж., 63, 4. — Дзидзигури Л. К. (1978б). Ветвление *Zephyranthes candida* Herb. Бот. ж., 63, 12. — Baker J. G. (1888). Handbook of the *Amaryllidaceae*, 30—34. — Herbert W. (1837). The *Amaryllidaceae*, 176. — Holmberg E. L. (1905). Amaryllidaceas Argentinas. Ann. del Museo Nation. Buenos Aires, 12 : 75—192. — Roëmer M. J. (1847). Synopsis monographical, 4 : 125. — Sealay U. R. (1937). *Zephyranthes*, *Pyrolirion*, *Habranthus* and *Hippeastrum*. Journ. Royal Hortic. Soc. 62, 5 : 195—209.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.
Грузинский институт
субтропических культур,
Сухуми.

Получено 18 VII 1978.

УДК 58.036 : 581.9 (252.33).

В. П. Дедков, Н. А. Дедкова

О ТЕМПЕРАТУРЕ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ПЕСЧАНОЙ ПУСТЫНИ ВОСТОЧНЫЕ КАРАКУМЫ

V. P. DEDKOV, N. A. DEDKOVA. ON THE TEMPERATURE OF SOME PLANTS OF THE SAND DESERT EASTERN KARAKUM

Изучены суточная и сезонная динамика температуры древесины стержневого корня, ствола, ветвей, поверхности ассимилирующих органов и коры у некоторых растений песчаной пустыни Восточные Каракумы. Показано, что температура поверхности различных органов и древесины у пустынных растений в течение года варьирует от —31 до +46°. Летом самая высокая температура характерна для древесины ветвей и поверхности коры (45—46°), а самая низкая (27°) — для древесины стержневого корня. Зимой наивысшая температура характерна для древесины стержневого корня, наименьшая — для древесины ветвей. Максимальная разница между температурой окружающей среды и частей растения была отмечена в летний период и составляла 20—26°. Коэффициент поглощения интегральной солнечной радиации ассимилирующих органов пустынных растений наибольших значений (0.3—0.4) достигает в утренние и вечерние часы, в дневные часы его величина примерно в 2—3 раза ниже.

Жизнь пустынных растений протекает при недостатке атмосферной и почвенной влаги, избытке солнечного тепла и контрастных температур — чрезвычайно высоких летом и низких зимой, поэтому изучение механизмов адаптации пустынных растений к неблагоприятным условиям внешней среды невозможно без детального исследования температуры растений, которая зависит от ряда физических и физиологических параметров. Среди них наибольшее значение имеют напряженность солнечной радиации и степень ее поглощения растением, температура, влажность воздуха и почвы, скорость ветра и величина турбулентного теплообмена между растением и окружающим воздухом, водный режим. В свою очередь температура самого растения оказывает существенное влияние на интенсивность физиологических процессов — фотосинтеза, дыхания, транспирации и т. д. Изучение температурного режима различных органов пустынных растений имеет большое значение также и для оценки влияния растений на формирование микроклимата пустынных фитоценозов.

Таким образом, знание температурного режима пустынных растений в суточной, сезонной и погодичной динамике, выяснение диапазона температур, при которых различные органы растений осуществляют свои функции в естественных условиях, имеют не только теоретическое, но и большое практическое значение, поскольку позволяют глубже познать процессы, лежащие в основе формирования первичной продуктивности, роста и развития растений, а также выяснить механизмы регуляции температуры у пустынных растений.

Несмотря на большую научную и практическую значимость данного вопроса, он остается малоизученным. В настоящее время имеется всего несколько публикаций о температуре ассимилирующих органов аборигенных растений песчаной пустыни. Первые измерения температуры растений пустыни Каракум были выполнены А. П. Соколовской (1933). Ее наблюдения показали, что температура ассимилирующих органов *Haloxylon aphyllum*, *Salsola subaphylla* и *Ephedra strobilacea*, расположенных на освещенной стороне кустов, на 0.1—5.7° выше температуры окружающего воздуха, а у расположенных в тени — на 3.2° ниже. Впоследствии температуру ассимилирующих органов *Haloxylon aphyllum* изучал Б. А. Айзенштат (1958). Он обнаружил, что в дневные часы температура ассимилирующих органов черного саксаула, освещенных солнцем, лишь незначительно выше температуры окружающего воздуха, а побегов, расположенных в тени, — на 1—1.2° ниже. По мнению Айзенштата, данные, приводимые в работе Соколовской, завышены из-за значительной толщины проволочек используемой термопары. В ночные часы, когда господствовал ре-

жим излучения, температура побега оказывалась на 1—1.2° ниже температуры окружающего воздуха. Исследования А. Язкулыева (1964) показали, что у *Aristida karelinii* температура листовой пластинки ниже температуры окружающего воздуха. Максимальные различия температуры листьев и воздуха достигали 2.7°.

Большой цикл наблюдений в Каракумах за температурой ассимилирующих органов пустынных растений был проведен согласно Международной биологической программе В. Л. Вознесенским и Р. М. Рейнус в 1970—1976 гг. Они показали, что в период вегетации в дневные часы при интенсивной солнечной радиации ассимилирующие органы пустынных растений имеют температуру, более низкую, чем температура воздуха. Максимальная разница достигает 5—8° и наблюдается у длительновегетирующих видов при температуре воздуха 3—44, а у некоторых эфемероидов — при 20—24° (Рейнус, 1972; Вознесенский и Рейнус, 1977).

На основании вышеизложенного можно заключить, что за длительный период изучения были получены данные только о температуре ассимилирующих органов растений пустыни Каракум. Сведения о температуре корней, стволов, ветвей, поверхности коры и ассимилирующих побегов, измеренной синхронно у одного и того же растения, в литературе вообще отсутствуют.

В связи с этим мы поставили задачу изучить температурный режим не только ассимилирующих органов, но и поверхности коры, древесины ветвей, ствола и стержневого корня. Для измерения температуры использовали микроэлектротермометр с термосопротивлениями и термометр для растений переносной ТР-5 конструкции Агрофизического института ВАСХНИЛ им. В. И. Ленина. Измерения температуры поверхности ассимилирующих органов и коры проводили путем прикладывания датчика к поверхности. Во избежание перегрева прямыми солнечными лучами датчик экранировали. Температуру древесины крупных ветвей (с диаметром до 10 см), ствола и стержневого корня определяли термометром ТР-5, датчики которого устанавливали в предварительно подготовленные сверлом каналы глубиной 20—40 мм. Для исключения испарения после установки датчиков место их ввода закрывали садовой замазкой.

При определении температуры древесины ствола и ветвей датчики устанавливали на различных уровнях до высоты 3 м. Температура древесины стержневого корня определялась на глубинах до 0.5 м. Температуру поверхности ассимилирующего побега и коры определяли на различных высотах до 3 м по четырем экспозициям. Повторность измерений шестикратная. Параллельно измеряли температуру воздуха и почвы под кроной растений и на межкроновом пространстве.

Все полевые исследования проводились в 1976—1978 гг. на территории Репетекского заповедника Института пустынь АН ТССР, расположенного в Восточных Каракумах. Объектами исследования служили длительновегетирующие многолетние растения: сюзен *Ammodendron conollyi* Bunge, черный *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Jljin и белый *H. persicum* Bunge ex Boiss. саксаулы, поскольку именно многолетние растения наиболее хорошо адаптированы ко всей совокупности неблагоприятных условий пустынь (Василевская, 1940; Вознесенский, 1977). Наблюдения проводили в течение суток через 1—2 часа, не реже 2—3 раз в месяц. Всего за период исследований было проведено 15 серий круглосуточных или дневных наблюдений, охватывающих все сезоны года и различные типы погоды. Суточные и сезонные изменения температуры различных органов изученных нами растений протекали сходно, отличия прослеживались только в величинах температуры. В связи с этим суточный и сезонный ход температуры у древесно-кустарниковых видов мы рассмотрели на примере типичного представителя пустынной флоры — черного саксаула.

Анализ полученных материалов показал, что температура различных органов черного саксаула и ее изменения на протяжении суток и по сезонам года неодинаковы. Из данных, представленных на рис. 1, видно, что в летний период самая высокая дневная температура (45—46°) характерна

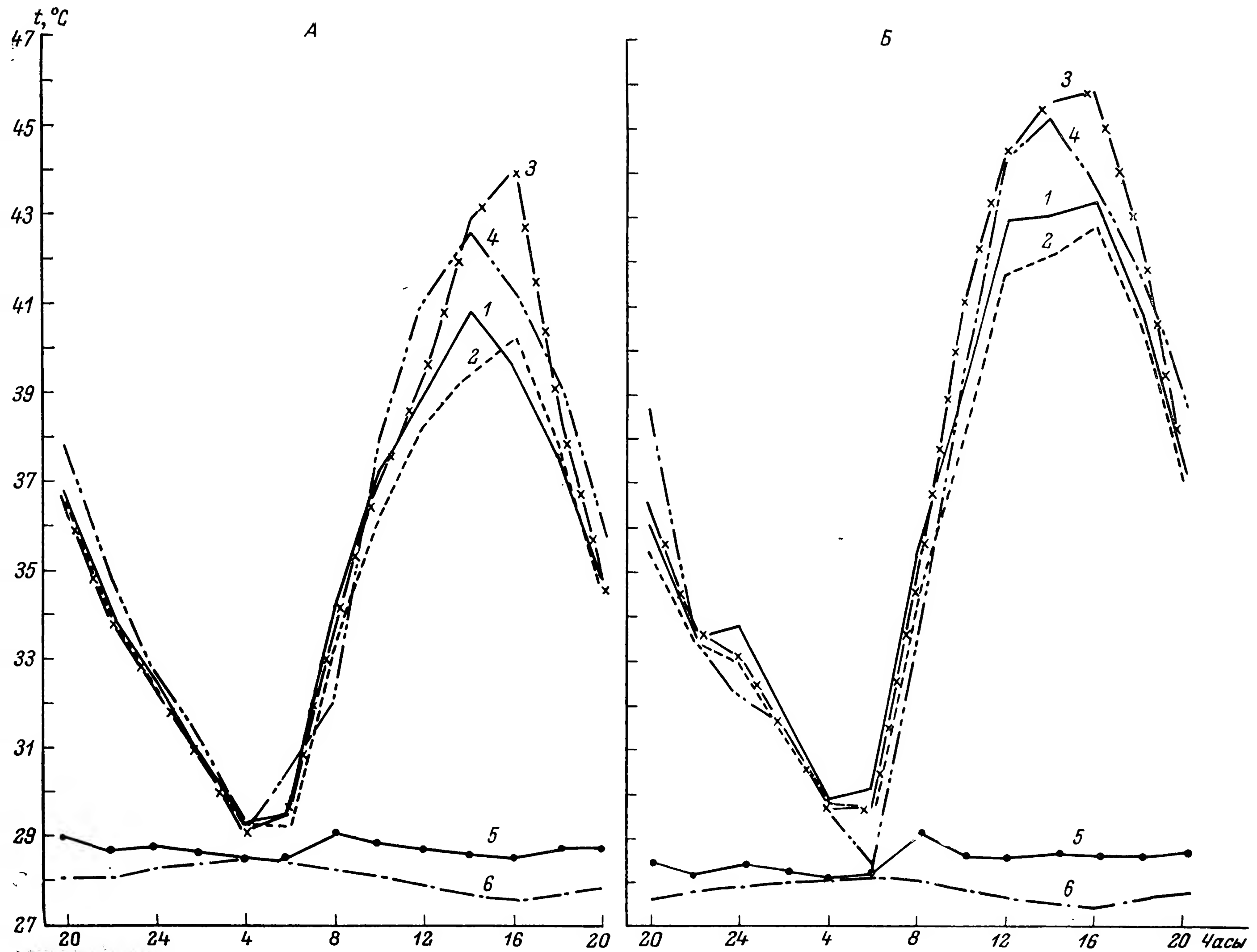


Рис. 1. Суточный ход температуры поверхности и древесины различных органов черного саксаула и окружающего воздуха в условиях ясной погоды в илаковом черносаксаульнике в летний период.

На оси ординат температура: *1* — воздуха, *2* — поверхности ассимилирующего побега, *3* — поверхности коры, *4* — древесины ветви, *5* — древесины ствола, *6* — древесины стержневого корня на глубине 0.05 м.
А — 10 XI 1977, *Б* — 21—22 VII 1977.

для поверхности коры и древесины ветвей, а самая низкая (29—27°) — для древесины ствола и стержневого корня. Разница между наибольшими и наименьшими значениями температуры у разных органов и тканей черного саксаула в это время достигала 19°. В ночные часы неоднородность температур различных органов черного саксаула менее выражена.

Температура поверхности ассимилирующих органов, коры и древесины ветвей в течение суток характеризуется заметным снижением в ночные часы и резким подъемом в дневные. Максимальные значения температуры поверхности ассимилирующих органов, поверхности коры и древесины ветвей были зарегистрированы днем, в 14—16 ч, а минимальные — ночью, около 4—5 ч. Наибольший размах суточной амплитуды температур (17°) характерен для древесины ветвей. Температура древесины ствола и стержневого корня на протяжении суток представляется слегка изломанной линией со слабовыраженным максимумом температуры, приходящимся на ранние утренние часы, и минимумом — на дневные. Амплитуда суточных колебаний температур древесины ствола и стержневого корня не превышала 1°.

Ход температуры поверхности ассимилирующих органов, поверхности коры и древесины ветвей в основном следует за изменениями температуры воздуха, а древесины ствола и стержневого корня не следует. Максимум температуры древесины ствола и стержневого корня наблюдается на 6—8 ч раньше максимума температуры воздуха и почвы.

При анализе температурного режима существенное значение имеет не только знание температуры различных органов растений, но и установление разницы между их температурой и температурой окружающей среды, поскольку она определяет направленность теплообмена между средой и растением.

ТАБЛИЦА 1

Температура воздуха, почвы и величины разности температур $\Delta t°$ окружающей среды и различных органов черного саксаула в летний период (Репетек, 1977 г., средние данные за июнь—июль)

Часы суток	Температура воздуха на высоте 150 см	$\Delta t°$ воздуха и древесины ветви	$\Delta t°$ воздуха и поверхности коры	$\Delta t°$ воздуха и поверхности ассимилирующего побега	Температура воздуха на высоте 5 см	$\Delta t°$ воздуха и древесины ствола	Температура почвы на глубине 5 см	$\Delta t°$ почвы и древесины корня
20	36.4	1.8	0.2	—0.4	36.6	—7.8	47.6	—19.8
22	33.8	0.4	0.2	—0.2	33.1	—4.7	42.6	—14.6
24	33.2	—0.8	—0.4	—0.5	31.9	—3.3	39.6	—11.5
2	31.3	—0.1	—0.1	—0.2	30.6	—2.2	37.0	—8.6
4	29.6	—0.2	—0.2	—0.1	28.8	—0.6	33.8	—5.5
6	29.8	—1.4	—0.2	—0.4	28.2	—0.1	34.0	—5.7
8	34.8	2.0	—0.4	—1.0	36.2	—7.1	35.5	—7.3
10	38.1	0.4	0.8	—1.2	42.3	—13.6	38.5	—10.5
12	41.0	1.8	1.0	—0.9	45.4	—16.8	46.0	—18.2
14	42.0	2.0	2.3	—1.2	48.8	—20.2	52.1	—24.6
16	41.4	1.0	3.5	0.0	46.6	—18.1	53.2	—25.7
18	39.7	1.4	1.4	0.2	41.7	—13.1	51.6	—24.0
20	35.9	1.4	0.0	—0.2	35.8	—7.2	47.3	—19.5

В табл. 1—4 приведены величины разности температур окружающей среды и различных органов растения; знак минус означает, что температура тканей саксаула ниже температуры окружающего воздуха или почвы. Полученные результаты позволяют говорить о том, что у черного саксаула в жаркий летний период температура поверхности ассимилирующих побегов, древесины ствола и стержневого корня в среднем за сутки оказывалась ниже температуры окружающей среды соответственно на 0.5, 9.0 и 15.0°, а температура поверхности коры и древесины ветвей — на 0.6—0.8° выше. В течение суток максимум этих различий у ствола и стержневого корня наблюдался в интервале от 14 до 16 ч. В этот период тем-

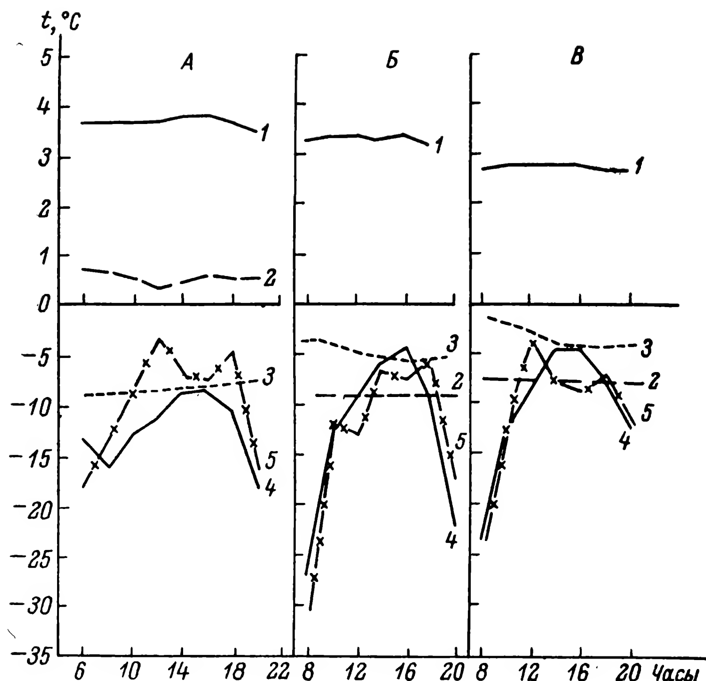


Рис. 2. Суточный ход температуры древесины различных органов черного саксаула и окружающего воздуха в условиях ясной погоды в илаковом черносаксаульнике в зимний период.

Температура: *1* — древесины корня на глубине 0.5 м, *2* — корня на глубине 0.05 м, *3* — древесины ствола, *4* — воздуха, *5* — древесины ветви.
А — 5 II 1978, *Б* — 6 II 1978, *В* — 7 II 1978.

пература древесины ствола и стержневого корня на глубине 5 см соответственно на 20 и 26° ниже температуры окружающего воздуха и почвы. Ночью эти различия гораздо меньше, чем днем. Температура поверхности ассимилирующих органов на протяжении суток в большинстве случаев была ниже температуры окружающего воздуха. Максимальная разница днем, по результатам наших измерений, достигала 1.2, а ночью — 0.5°. Эти величины примерно в 2 раза меньше, чем отмечалось ранее (Айзенштат, 1958; Вознесенский и Рейнус, 1977). Температура поверхности коры и древесины ветвей в дневные и вечерние часы была соответственно на 3.5 и 2.0° выше температуры окружающего воздуха, а в ночные и утренние — на 0.4 и 1.4° ниже.

Иным оказывалось соотношение температуры различных органов черного саксаула в зимний период, в дни с морозной и ясной погодой. Из данных, представленных на рис. 2, видно, что зимой самая высокая температура (+3.8°) характерна для древесины стержневого корня на глубинах более 5 см, а самая низкая — для древесины ветвей (—31.0°). Разница между наибольшими и наименьшими значениями температуры различных органов в этот период достигала 34.8°. Температура древесины ствола зимой не опускалась ниже —8.0°, а стержневого корня на глубине до 5 см — ниже —9.0°. Размах суточной амплитуды температуры древесины ветвей достигал 25°, а стержневого корня и ствола не превышал 0.2—3.0°. Обращает на себя внимание то, что если летом температура древесины стержневого корня на всех глубинах была ниже температуры ствола, то зимой это соотношение справедливо только для температуры стержневого корня на глубинах до 5 см. На глубинах более 5 см температура древесины стержневого корня выше, чем ствола. По-иному происходили зимой суточные изменения температуры в древесине ветвей. Они представлены двухвершинной кривой с выраженным снижением в дневные часы. Суточные из-

менения температуры древесины стержневого корня и ствола протекали сходно с изменениями их температуры летом.

Анализируя температуру разных тканей и органов, можно заключить, что зимой температура древесины стержневого корня в верхней полуметровой толще в среднем за сутки оказывается на 3° ниже температуры почвы, а древесины ветвей и ствола — на 2 и 8° выше температуры окружающего воздуха. В течение суток максимум этих различий у ветвей и ствола наблюдался в утренние и вечерние часы. В этот период температура ветвей на 5°, а ствола на 18° выше температуры окружающего воздуха (табл. 2). Максимальная разница между температурой стержневого корня и почвы отмечалась в дневные часы и не превышала 6°.

ТАБЛИЦА 2

Температура воздуха, почвы и величины разности температур Δt° окружающей среды и различных органов черного саксаула в зимний период (Репетек, 1978 г., средние данные за февраль)

Часы суток	Температура воздуха на высоте 150 см	Δt° воздуха и древесины ветви	Температура воздуха на высоте 5 см	Δt° воздуха и древесины ствола	Температура почвы на глубине 5 см	Δt° почвы и древесины корня	Температура почвы на глубине 50 см	Δt° почвы и древесины корня
6	—21.5	2.1	—21.6	17.0	—1.9	—3.2	4.8	—1.6
8	—21.6	3.9	—22.3	17.9	—2.0	—3.2	4.8	—1.5
10	—13.7	2.5	—12.7	8.1	—2.0	—3.3	4.8	—1.5
12	—9.6	3.0	—9.3	4.1	—1.1	—4.3	4.8	—1.5
14	—6.8	—0.3	—6.0	0.2	—0.2	—5.2	4.8	—1.5
16	—6.1	—1.7	—5.5	—0.6	0.2	—5.7	4.8	—1.5
18	—9.7	3.9	—9.1	3.1	0.1	—5.5	4.8	—1.6
20	—16.8	5.4	—17.1	11.5	0.0	—5.5	4.8	—1.7

В переходные периоды (весна, осень) днем самая высокая температура характерна для древесины ветвей, а самая низкая — для стержневого корня (рис. 3, рис. 4). В утренние часы самая высокая температура наблюдалась в древесине стержневого корня, а самая низкая — в древесине ветвей. По значениям температура древесины ствола и днем, и утром занимает среднее положение. Разница между максимальными и минимальными значениями температуры днем в различных органах черного саксаула не превышала 16, а утром — 12°.

Дневной ход температуры в древесине ветвей, ствола и стержневого корня на глубине до 5 см осенью и весной следует за изменениями температуры воздуха. Максимум температуры в древесине этих органов у черного саксаула совпадает, как правило, с максимумом температуры воздуха. Температура древесины стержневого корня на глубинах более 5 см в течение суток не изменяется.

Рассмотренные выше изменения температуры обычны для дней с ясной и безоблачной погодой. Кривые температуры у древесно-кустарниковых видов в дни с пасмурной и туманной погодой выглядят по-иному. Примером тому могут служить данные, представленные на рис. 3, *Г*. В день наблюдений 22 XI 1977 при сплошной облачности отмечался сильный туман. Поверхность сухих побегов, коры ветвей и стволов была сильно увлажнена. В подобных случаях, как это видно из рисунка, происходит сглаживание температурных различий и они становятся незначительными.

Результаты исследований показали, что осенью температура стержневого корня в верхней полуметровой толще в среднем за сутки на 0.1° ниже температуры почвы, а температура ветвей и ствола — на 1.4 и 0.5° выше температуры окружающего воздуха. Анализ разностей между температурой окружающей среды и растения показал, что осенью в полуденные часы температура древесины стержневого корня, ствола и ветвей выше температуры окружающей среды. В послеполуденные часы температура дре-

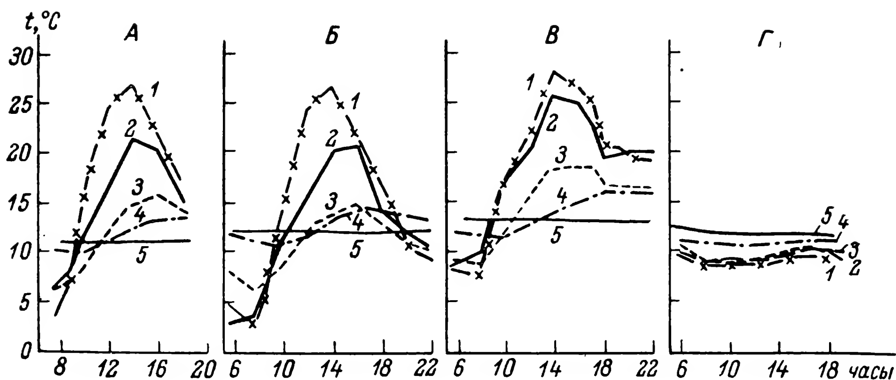


Рис. 3. Суточный ход температуры древесины различных органов черного саксаула и окружающего воздуха в условиях ясной (*А*, *Б*, *В*) и пасмурной (*Г*) погоды в илаковом черносаксаульнике в осенний период.

Температура: *1* — древесины ветви, *2* — воздуха, *3* — древесины ствола, *4* — древесины корня на глубине 0.05 м, *5* — древесины корня на глубине 0.5 м.
А — 10 XI 1977; *Б* — 11 XI 1977; *В*, *Г* — 12 XI 1977.

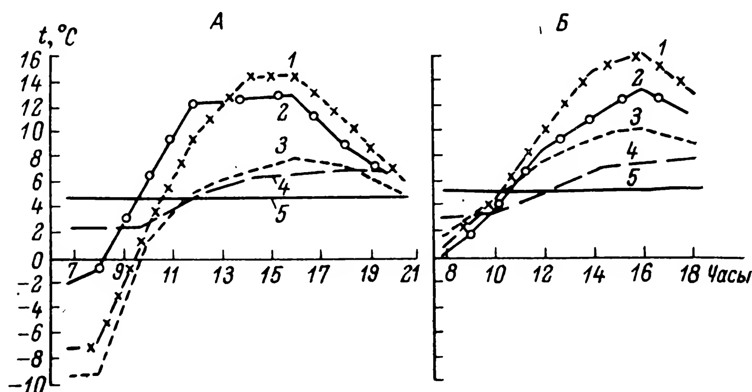


Рис. 4. Суточный ход температуры древесины различных органов черного саксаула и окружающего воздуха в условиях ясной погоды в илаковом черносаксаульнике в весенний период.

1—5 — то же, что на рис. 3. *А* — 3 III 1978, *Б* — 5 III 1978.

весины стержневого корня и ствола в основном ниже температуры почвы и воздуха, а температура ветвей выше (табл. 3).

Весной температура стержневого корня, ствола и ветвей в среднем за сутки ниже температуры окружающей среды соответственно на 4.5 и

ТАБЛИЦА 3

Температура воздуха, почвы и величины разности температур $\Delta t°$ окружающей среды и различных органов черного саксаула в осенний период (Репетек, 1977 г., средние данные за ноябрь)

Часы суток	Температура воздуха на высоте 150 см	$\Delta t°$ воздуха и древесины ветви	Температура воздуха на высоте 5 см	$\Delta t°$ воздуха и древесины ствола	Температура почвы на глубине 5 см	$\Delta t°$ почвы и древесины корня
6	6.0	0.4	5.6	2.7	8.7	3.3
8	6.6	—0.6	6.0	2.2	7.8	3.6
10	14.4	0.9	12.2	0.7	9.4	1.9
12	17.6	5.2	16.8	—0.7	14.2	—1.8
14	23.0	4.3	20.3	—0.3	18.7	—5.1
16	23.0	0.8	20.5	—0.5	19.7	—5.4
18	16.2	3.0	15.2	1.2	17.1	2.0
20	16.0	—0.6	15.2	0.5	14.8	—0.1
22	15.4	—1.2	14.6	—1.2	13.7	1.0

2.6°; температура поверхности сухих побегов и коры на 0.4 и 2.9° выше. В суточном разрезе весной температура стержневого корня и ствола во все сроки измерения была ниже температуры почвы и воздуха. Наибольшая разница между температурой ствола и воздуха была зарегистрирована в 8 ч утра и составляла 8.3°. В вечерние часы она уменьшалась до 1.0°. Наибольшая разница между температурой стержневого корня и почвы (9.6°) была зарегистрирована в 16 ч на глубине 5 см. Температура ветвей в дополуденные часы была ниже температуры воздуха на 6.5, а в послеполуденные — на 1.7° выше. Температура сухого побега и поверхности коры днем была выше температуры воздуха, а утром и вечером ниже (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Температура воздуха, почвы и величины разности температур $\Delta t°$ окружающей среды и различных органов черного саксаула в весенний период (Репетек, 1978 г., средние данные за март)

Часы суток	Температура воздуха на высоте 150 см	$\Delta t°$ воздуха и древесины ветви	$\Delta t°$ воздуха и поверхности сухого побега	$\Delta t°$ воздуха и поверхности коры	Температура воздуха на высоте 5 см	$\Delta t°$ воздуха и древесины ствола	Температура почвы на глубине 5 см	$\Delta t°$ почвы и древесины корня	Температура почвы на глубине 50 см	$\Delta t°$ почвы и древесины корня
7	—2.0	—5.1	0.2	—0.3	—1.9	—7.3	1.5	0.8	6.3	—1.7
8	—0.5	—6.5	0.4	—0.8	—0.8	—8.3	1.3	0.9	6.3	—1.7
10	8.7	—6.3	0.8	8.8	6.2	—4.6	2.2	—0.1	6.3	—1.6
12	13.7	—4.0	3.4	8.4	12.3	—7.2	9.6	—5.5	6.3	—1.5
14	14.6	—0.3	0.1	8.0	12.6	—5.7	15.0	—8.6	6.3	—1.5
16	14.1	0.1	—0.4	0.0	12.9	—5.1	16.5	—9.6	6.3	—1.6
18	9.2	1.7	—0.2	0.0	8.8	—1.5	13.8	—6.7	6.3	—1.6
20	6.7	0.1	—0.1	—0.4	6.6	—1.0	10.2	—3.3	6.3	—1.7

Таким образом, в результате анализа суточных и сезонных изменений температуры установлено, что диапазон температур, при которых различные органы черного саксаула осуществляют свои функции, варьирует в естественных условиях от —31 до +46° и определяется интенсивностью солнечной радиации, температурой воздуха, почвы и грунтовых вод. Размах сезонной амплитуды температур наибольших значений достигает у древесины ветвей и поверхности коры (77°), наименьших — у древесины стержневого корня (36°). Амплитуда температур древесины ствола и поверхности ассимилирующего побега по своим значениям занимала среднее положение.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у пустынных растений летом при интенсивной солнечной радиации и высоких температурах воздуха и почвы наибольшие величины температуры характерны для древесины ветвей и поверхности коры, а самые низкие — для древесины стержневого корня. Зимой при слабой напряженности солнечной радиации и отрицательной температуре воздуха и почвы наибольшая температура характерна для древесины стержневого корня, а самая низкая — для древесины ветвей. В переходные периоды (весна, осень) при положительных температурах воздуха и почвы соотношение температур в различных органах черного саксаула близко к летнему периоду, при отрицательных температурах — к зимнему.

Низкие температуры древесины ствола и стержневого корня черного саксаула весной, летом и осенью обусловлены температурным режимом почвы и грунтовых вод. Измерения показали, что в эти периоды температура почвы в черносаксаульниках на глубине более 2 м и грунтовых вод на глубинах до 10 м не превышает 26°. Грунтовая вода, имеющая относительно невысокую температуру, перемещается по корням, стволу и далее по ветвям черного саксаула и охлаждает их. Почвогрунты не оказывают влияния на температуру влаги грунтовой воды, перемещаемой по

корням черного саксаула, поскольку сами имеют невысокую температуру. Зимой грунтовая вода и глубинные слои почвогрунтов оказывают утепляющее влияние и препятствуют переохлаждению древесины.

Следовательно, грунтовая вода и глубинные слои почвогрунтов в песчаной пустыне имеют важное значение не только как источник водного питания фитоценозов, но и как регулятор температуры растений. Незначительный размах суточной амплитуды температур ствола и стержневого корня черного саксаула обусловлен постоянством температур грунтовой воды и почвы на глубинах более 0.2 м в течение суток. Температура древесины ветвей, поверхности, ассимилирующих побегов и коры и их суточные и сезонные изменения определяются интенсивностью солнечной радиации и температурой окружающего воздуха.

Важным показателем температурного режима пустынных растений является величина коэффициента поглощения солнечной радиации. Он представляет собой отношение величины поглощенной листом или ассимилирующим побегом интегральной солнечной радиации к падающей. Для определения этого коэффициента мы использовали уравнение, приводимое А. Ф. Клешниным и др. (1955).

$$Q_\alpha = K_m \,\mathrm{Тр} + 2K_i\,(T_л - T_в),$$

где Q — величина интегральной солнечной радиации, падающей на ассимилирующий побег (кал/см²·мин); α — коэффициент поглощения лучистой энергии ассимилирующим побегом (в процентах от падающей радиации); Тр — интенсивность транспирации (г/см²·мин); $K_т$ — теплота парообразования, равная 585 кал на 1 г воды при 30°; K_i — коэффициент теплоотдачи (кал/см²·мин·град, принимаемый равным 0.02); $T_л$ и $T_в$ — температура ассимилирующего побега растения и воздуха. Величина K_i, используемая в расчетах, заимствована из работы Вознесенского и Рейнус (1977). При переводе интенсивности транспирации в г/см²·мин пользовались данными Вознесенского (1977) о соотношении сырого веса и площади поверхности ассимилирующих органов пустынных растений.

Сведения о величинах коэффициента поглощения интегральной солнечной радиации ассимилирующими побегами пустынных растений крайне скудны. Нам известна всего лишь одна публикация, в которой авторы на основе данных, извлеченных из литературы, предприняли попытку рассчитать величины коэффициента поглощения интегральной солнечной радиации (Вознесенский, Рейнус, 1977). В этих расчетах использованы максимальные величины, выбранные у разных авторов, в различные по гидротермическим условиям годы и в различные сезоны вегетации, что обусловило, на наш взгляд, обобщенность полученных результатов. С учетом этого, используя данные синхронных измерений всех параметров, входящих в вышеприведенное уравнение, мы рассчитали коэффициент поглощения интегральной солнечной радиации ассимилирующими побегами или листьями у девяти пустынных растений, относящихся к различным жизненным формам. Расчеты показали, что ассимилирующие органы пустынных растений обладают различной способностью к поглощению интегральной солнечной радиации, что в значительной мере зависит от вида и жизненной формы растений, погодных условий, фенофазы и времени суток. Так, в дни с ясной и солнечной погодой в пустыне Каракум эта величина на протяжении светлой части суток варьирует у деревьев в пределах 0.12—0.36, кустарников — 0.17—0.42, травянистых многолетников — 0.09—0.46. Исключением является *Calligonum setosum*, у которого величина коэффициента поглощения оказалась почему-то значительно выше, чем у других кустарников (табл. 5). Средняя величина коэффициента поглощения солнечной радиации, рассчитанная нами (0.26), близка к ранее опубликованной (Вознесенский и Рейнус, 1977). Величина коэффициента поглощения интегральной солнечной радиации варьирует в широких пределах не только в зависимости от вида растений, но и времени дня (табл. 5, рис. 5). Полученные нами данные показали, что эта величина достигает

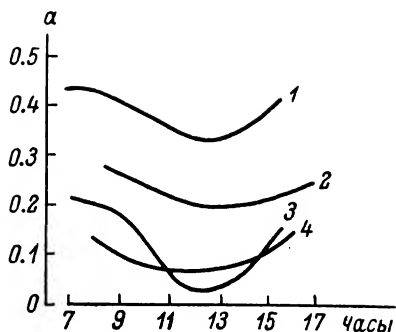


Рис. 5. Дневные изменения величины коэффициента поглощения интегральной солнечной радиации ассимилирующих органов пустынных растений.

1 — Aristida pennata, 28 IV 1975; *2 — Ephedra strobilacea*, 11 VII 1972; *3 — Carex physodes*, 17 IV 1975; *4 — Haloxylon persicum*, 25 VIII 1972. *По оси ординат* — коэффициент поглощения, *по оси абсцисс* — время измерения.

наибольших значений в утренние и вечерние часы, т. е. в периоды, когда напряженность солнечной радиации и температуры невысока; в дневные часы при наибольших величинах солнечной радиации и температуры значения коэффициента поглощения меньше в 2—3 раза, чем утром и вечером. Описанный ход изменений коэффициента поглощения солнечной радиации наблюдается как у древесно-кустарниковых, так и у многолетних травянистых растений.

ТАБЛИЦА 5

Средние величины коэффициента поглощения интегральной солнечной радиации ассимилирующих органов пустынных растений в весенне-летний период

Название растений	Жизненная форма	Коэффициент поглощения		
		утром	днем	вечером
Ammodendron conollyi	Дерево	0.36	0.16	0.12
Haloxylon persicum	»	0.24	0.18	0.34
H. aphyllum	»	0.32	0.16	0.29
Calligonum arborescens	Кустарник	0.42	0.24	0.34
Ephedra strobilacea	»	0.40	0.17	0.23
Calligonum setosum	»	0.76	0.33	0.78
Aristida pennata	Травянистый многолетник	0.44	0.36	0.41
A. karelinii	То же	0.42	0.14	0.46
Carex physodes	» »	0.22	0.09	0.13

На основании изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Температура поверхности различных органов и тканей растений песчаной пустыни Восточные Каракумы в течение года варьирует от —31 до +46°.

2. Температура разных органов различна. Летом самая высокая температура характерна для древесины ветвей и поверхности коры (45—46°), а самая низкая — для древесины стержневого корня (27°). Зимой наивысшая температура характерна для древесины стержневого корня (+3.8°), наименьшая — для древесины ветвей (—31.0°). В переходные периоды (весна, осень) при положительных температурах воздуха и почвы соотношение температур разных органов и тканей сходно с летним периодом, при отрицательных — с зимним.

3. Летом при положительной температуре воздуха и почвы в дневные часы температура поверхности ассимилирующих побегов, древесины ствола и стержневого корня ниже температуры окружающей среды соответственно на 1.2, 20.2 и 25.7°, а температура поверхности коры и древесины ветвей на 3.5 и 2.0° выше. Зимой при отрицательных температурах воздуха и почвы температура древесины стержневого корня ниже температуры почвы на 5.7°, а древесины ветвей и ствола на 5.4 и 17.9° выше температуры воздуха.

4. Суточные и сезонные изменения температуры в древесине ствола и стержневого корня обусловлены главным образом температурным режимом почвы и грунтовых вод, а температура древесины ветвей и поверхности ассимилирующих побегов и коры — солнечной радиацией и температурой окружающего воздуха.

5. Коэффициент поглощения лучистой энергии ассимилирующих органов пустынных растений наибольших значений (0.3—0.4) достигает в утренние и вечерние часы, в дневные часы его величина примерно в 2—3 раза ниже.

В заключение приносим глубокую благодарность В. Л. Вознесенскому за ряд ценных советов.

ЛИТЕРАТУРА

Айзенштат Б. А. (1958). Тепловой баланс и микроклимат некоторых ландшафтов песчаной пустыни. В кн.: Современные проблемы метеорологии приземного слоя воздуха. Л. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Учен. зап. ЛГУ, 62, сер. биол. наук, вып. 14. — Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л. — Вознесенский В. Л., Р. М. Рейнус. (1977). Температура ассимилирующих органов пустынных растений. Бот. ж., 62, 6. — Клешнин А. Ф., Б. П. Строганов, И. А. Шульгин. (1955). К вопросу об энергетическом балансе растений. Физиол. раст., 2, 6. — (Рейнус Р. М.) Reinus R. M. (1972). Temperature of assimilating organs of plants of hot desert Karakum. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. Leningrad. — Соколовская А. П. (1933). К вопросу о влиянии солнечной радиации на температуру некоторых растений песчаной пустыни Кара-Кум. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 1, 1. — Язкулыев А. (1964). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л.

Репетекская песчано-пустынная станция и заповедник Института пустынь АН ТССР.

Получено 30 V 1978.

УДК 581.17.1 : 581.9 631.234

Е. Н. Кутас

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ РАСТЕНИЙ

E. N. KUTAS. EFFECT OF ILLUMINATION INTENSITY ON CHLOROPHYLL CONTENTS IN LEAVES OF CONSERVATORY PLANTS

Изучалось влияние интенсивности освещения на содержание хлорофилла в листьях 10 видов оранжерейных растений, применяемых в озеленении интерьеров.

Выяснено, что растения по-разному реагируют на изменение светового режима: при увеличении интенсивности освещения у одних из них уменьшается содержание хлорофилла, у других оно практически не изменяется или даже увеличивается. Исследованные виды растений по их реакции на изменение световых условий разделены на два типа: фотолабильный и фотостабильный. К типу фотолабильных и фотостабильных растений относятся как светолюбивые, так и теневыносливые виды растений. Самыми устойчивыми к действию света различной интенсивности с точки зрения сохранения декоративных качеств в условиях интерьеров оказались растения с фотостабильным типом пигментной системы. Этот признак может быть использован при подборе ассортимента растений для внутреннего озеленения.

В условиях Ленинграда ввиду пониженной инсоляции из-за высокой облачности, повышенной влажности воздуха и длительного зимнего периода с коротким днем свет является лимитирующим фактором при со-

держании растений в интерьерах. Известно, что растения, происходящие из различных географических районов, при интродукции обнаруживают неодинаковую приспособленность к новым условиям среды. Особенно хорошо это заметно на оранжерейно-комнатных растениях по их отношению к одному из ведущих экологических факторов — свету. Некоторые растения нормально растут и развиваются как на свету, так и в тени, другие же при затенении имеют сильно вытянутые побеги, желтоватую окраску листьев, поэтому вопрос об отношении растений к свету является одним из основных, возникающих при размещении растений в интерьерах. Исследование этого вопроса представляет интерес, поскольку от его решения зависит обоснование рациональных методов ведения культуры комнатных растений, обеспечивающих их нормальную жизнедеятельность и вместе с тем дающих максимальный декоративный эффект. При наличии оптимальных условий для жизни растений, таких как нормальное питание, обеспеченность влагой, соответствующая температура, растения часто страдают от недостатка света. В. Н. Любименко (1926, 1928) указывал, что приспособление растений к изменению светового режима начинается с пластидного аппарата. Им была обнаружена интересная закономерность в изменении содержания хлорофилла в листьях светолюбивых и теневыносливых видов растений: светолюбивые растения содержали хлорофилла меньше, а теневыносливые — больше. Такая же закономерность в изменении содержания хлорофилла при затенении отмечена в работах целого ряда исследователей (Вакула, 1962; Нестерович, Маргайлик, 1962; Адейшвили, Патарова, 1964; Горышина, 1969; Клочкова, 1970; Ходжаев, Кариев, 1971; Цельникер и др., 1971; Горышина, Митина, 1974; Горышина и др., 1975). Однако были получены и противоположные результаты. Так, в опытах О. П. Осиповой, Х. Я. Хейна и А. А. Ничипоровича (1971) теневые листья *Vicia faba* содержали меньше хлорофилла, чем световые. Уменьшение содержания хлорофилла при затенении некоторых растений отмечал также еще и Любименко (1935).

Интересные данные получены при определении содержания хлорофилла у растений одних и тех же видов, произрастающих в разных световых условиях. Гриффон (Griffon, 1899), Генричи (Henrici, 1919), Целлер (Zeller, 1935), Монтфорт (Montfort, 1948) обнаружили, что содержание хлорофилла у высокогорных растений уменьшается с увеличением интенсивности света (по мере возрастания высоты над уровнем моря). Следует отметить, что эти данные противоречили полученным ранее результатам Бонье (Bonnier, 1895), согласно которым содержание хлорофилла возрастало с увеличением интенсивности освещения. И. А. Попова (1958) в работе, выполненной на Памире, установила, что, несмотря на относительную выравненность световых условий, там встречаются растения как с высоким, так и с низким содержанием хлорофилла.

Однако не всякое растение отзывается на изменение интенсивности света изменением содержания хлорофилла. Так, у листьев платана, выросших на свету и в тени, содержание хлорофилла практически не изменялось (Willstätter, Stoll, 1918).

Монтфорт (Montfort, 1948, 1950) разделил растения по их реакции на изменение интенсивности освещения на два типа: фотолабильный и фотостабильный. К фотолабильному типу были отнесены те растения, у которых содержание хлорофилла уменьшалось при увеличении интенсивности света, к фотостабильному — растения, у которых при увеличении интенсивности света содержание хлорофилла или возрастало, или же практически не изменялось.

На основании вышеизложенного можно заключить, что одним из показателей, по которому судят о реакции растений на изменение интенсивности освещения, является содержание хлорофилла. В связи с этим мы считаем целесообразным при изучении отношения растений к различным световым условиям интерьеров воспользоваться этим показателем.

Методика и объекты исследования

В качестве объектов исследования были взяты 10 видов оранжерейных растений: *Macleania angulata* Hook., *Ochna multiflora* DC., *Griselinia littoralis* Raoul, *Pittosporum crassifolium* Soland., *Brunfelsia macrophylla* Benth., *Chloranthus spicatus* (Thunb.) Makino, *Ligustrum ovalifolium* Hassk., *Syzygium paniculatum* Gaertn., *Leucothoe axillaris* (Lam.) D. Don, *Metrosideros excelsa* Soland. ex Gaertn. Растения до опыта находились в оранжерее, где нормально росли и развивались, имели интенсивную зеленую окраску листьев за исключением *Griselinia littoralis*, которая имела желто-зеленую окраску листьев. Затем в возрасте 2 лет будучи в вегетативной фазе развития растения были перенесены в рабочие помещения института и расположены в трех экспозициях: южной, западной и северной (с целью обеспечения разницы в интенсивности освещения). Часть растений была оставлена в оранжерее и использовалась в качестве контроля. Определение содержания хлорофилла было начато летом, спустя 15 дней после расстановки растений по экспозициям. Пробы брали обычно в солнечные дни. В работе была использована методика по определению содержания хлорофилла, предложенная Д. И. Сапожниковым с сотрудниками (1964).

Анализ содержания хлорофилла проводили летом (июль, август) при относительно высоком естественном освещении и зимой (декабрь, январь) при низком естественном освещении.

Для каждого вида растений за период определения (летний или зимний) пробы были взяты 5 раз с интервалом в 1—2 дня. В анализ бралась усредненная проба, состоящая из 15 высечек диаметром 9 мм, взятых с трех растений (по 5 высечек с каждого). Для разового определения содержания хлорофилла были взяты две параллельные навески. Навеску листьев (примерно 100 мг) растирали в ступке под слоем спирта и ацетона (в объемном соотношении 1 : 3) с добавлением двууглекислого натрия $NaHCO_3$ для нейтрализации кислотности клеточного сока и безводного Na_2SO_4 для обезвоживания тканей листьев. Затем мязгу фильтровали через стеклянный фильтр № 3. Концентрацию хлорофилла в вытяжке определяли на предварительно откалиброванном фотоэлектроколориметре марки ФЭК 56-М. Интенсивность поглощения растворов определяли за красным светофильтром № 9. Данные сведены в табл. 1—3.[1] Цифры в таблицах являются средними из 10 определений.

ТАБЛИЦА 1

Содержание хлорофилла (мг/г сырого веса) в листьях растений разных экспозиций в летний период (июль, август)

№ п. п.	Вид	Оранжерея (контроль) (освещенность 2500 лк, 24° С, относительная влажность 90%)	Южная экспозиция (освещенность 15 000 лк, 24° С, относительная влажность 76%)	Северная экспозиция (освещенность 400 лк, 23° С, относительная влажность 80%)
1	*Macleania angulata*	1.17±0.04	0.66±0.07	1.37±0.05
2	*Ochna multiflora*	3.25±0.03	2.52±0.06	3.57±0.04
3	*Griselinia littoralis*	0.98±0.01	0.66±0.03	1.18±0.02
4	*Pittosporum crassifolium*	0.78±0.02	0.53±0.04	1.00±0.01
5	*Brunfelsia macrophylla*	1.35±0.04	1.08±0.08	1.70±0.03
6	*Chloranthus spicatus*	2.47±0.01	2.21±0.03	2.74±0.02
7	*Ligustrum ovalifolium*	1.44±0.01	1.34±0.01	1.24±0.02
8	*Syzygium paniculatum*	1.42±0.03	1.63±0.09	1.19±0.01
9	*Leucothoe axillaris*	1.46±0.01	1.66±0.02	1.63±0.03
10	*Metrosideros excelsa*	1.19±0.02	1.16±0.03	1.23±0.01

[1] В таблицах отсутствуют данные по содержанию хлорофилла у растений западной экспозиции, потому что световые условия западной экспозиции и контроля оказались сходными, почти одинаковым было и содержание хлорофилла.

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла (мг/г сырого веса) в листьях растений разных экспозиций в зимний период (декабрь, январь)

Вид	Оранжерея (освещенность 400 лк, 18° С, относительная влажность 85%)	Южная экспозиция (освещенность 800 лк, 18° С, относительная влажность 85%)	Северная экспозиция (освещенность 100 лк, 20° С, относительная влажность 75%)
Macleania angulata	0.97±0.04	1.03±0.05	1.11±0.02
Ochna multiflora	3.24±0.01	1.61±0.01	3.25±0.09
Griselinia littoralis	1.02±0.01	0.60±0.02	0.90±0.09
Pittosporum crassifolium	1.09±0.05	0.43±0.04	0.66±0.03
Brunfelsia macrophylla	1.06±0.02	0.63±0.07	1.89±0.01
Chloranthus spicatus	2.63±0.07	2.31±0.03	3.00±0.02
Ligustrum ovalifolium *	—	—	—
Syzygium paniculatum	1.43±0.03	1.71±0.05	1.43±0.05
Leucothoe axillaris	1.41±0.03	1.53±0.03	1.63±0.07
Metrosideros excelsa	1.21±0.02	1.14±0.01	1.21±0.03

* Растение листопадное.

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофилла (мг/г сырого веса) в листьях растений разных экспозиций в летний и зимний период

Вид	Оранжерея		Южная экспозиция		Северная экспозиция	
	лето, 2500 лк	зима, 400 лк	лето, 15 000 лк	зима, 800 лк	лето, 400 лк	зима, 100 лк
Macleania angulata	1.17	0.97	0.66	1.03	1.37	1.11
Ochna multiflora	3.25	3.24	2.52	1.61	1.37	3.25
Griselinia littoralis	0.98	1.02	0.66	0.60	1.18	0.90
Pittosporum crassifolium	0.78	1.09	0.53	0.43	1.00	0.66
Brunfelsia macrophylla	1.35	1.06	1.08	0.63	1.70	1.89
Chloranthus spicatus	2.47	2.63	2.21	2.31	2.74	3.00
Ligustrum ovalifolium	1.44	—	1.34	—	1.24	—
Syzygium paniculatum	1.42	1.43	1.63	1.71	1.19	1.43
Leucothoe axillaris	1.46	1.41	1.66	1.53	1.63	1.63
Metrosideros excelsa	1.19	1.21	1.16	1.14	1.23	1.21

Результаты и обсуждение

При анализе результатов мы будем кратко останавливаться на описании общего состояния растений, ибо изменение содержания хлорофилла может быть сопряжено и с ним.

До момента определения содержания хлорофилла растения находились в условиях рабочих помещений всего две недели, визуально при этом не было замечено никаких изменений по сравнению с оранжерейными растениями. Определения количества хлорофилла у растений в данных условиях дали следующую картину (табл. 1). У *Macleania angulata* при освещенности 2500 лк (контроль) содержание хлорофилла равно 1.17, при увеличении интенсивности освещения до 15 000 лк (южная экспозиция) содержание хлорофилла уменьшилось до 0.66, а при уменьшении освещения до 400 лк (северная экспозиция) содержание хлорофилла увеличилось до 1.37. Такая же закономерность в изменении содержания хлорофилла прослеживается у следующих пяти видов растений: *Ochna multiflora*, *Griselinia littoralis*, *Pittosporum crassifolium*, *Brunfelsia macrophylla*, *Chloranthus spicatus*.

Обратная зависимость обнаружена у *Syzygium paniculatum*. Это растение на увеличение интенсивности освещения от 2500 до 15 000 лк отзывается возрастанием количества хлорофилла от 1.42 до 1.63, а при уменьшении освещенности от 2500 до 400 лк происходит уменьшение содержа-

ния хлорофилла от 1.42 до 1.19. У *Leucothoe axillaris* содержание хлорофилла возрастало независимо от условий светового режима, а у *Ligustrum ovalifolium* — падало. У *Metrosideros excelsa* содержание хлорофилла практически не изменилось с изменением интенсивности освещения. Так, при 2500 лк его содержание равно 1.19 (контроль), при 15 000 лк — 1.16 (южная экспозиция), при 400 лк — 1.23 (северная экспозиция).

Таким образом, только у шести из десяти исследованных видов растений содержание хлорофилла закономерно изменялось в зависимости от интенсивности освещения.

В зимний период лучший внешний вид имели растения в оранжерее и на западной экспозиции при освещенности в среднем 2500 лк летом и 400 лк зимой. У них были интенсивная зеленая окраска листвы и нормально развитые побеги. У растений южной экспозиции были замечены изменения в окраске листьев. Так, у *Ochna multiflora*, *Pittosporum crassifolium*, *Brunfelsia macrophylla* заметно пожелтели листья. У остальных видов растений видимых изменений в окраске листвы не было обнаружено. На северной экспозиции слегка пожелтевшие листья были у *Macleania angulata*, *Pittosporum crassifolium*, *Griselinia littoralis*. Особого внимания заслуживают *Syzygium paniculatum*, *Leucothoe axillaris* и *Metrosideros excelsa*. Эти растения хорошо выглядели на всех трех экспозициях.

Данные по содержанию хлорофилла у растений в зимний период представлены в табл. 2. Эти результаты необходимо рассматривать не только с учетом освещенности растений, но и принимать во внимание состояние растений, т. е. их реакцию на комплекс внешних условий.

Почти во всех случаях, когда растения имели пожелтевшие листья (кроме *Macleania angulata*, северная экспозиция) независимо от интенсивности освещения, они содержали меньшее количество хлорофилла по сравнению с оранжерейными растениями. У двух видов растений на северной экспозиции (*Brunfelsia macrophylla* и *Chloranthus spicatus*) количество хлорофилла было бо́льшим, чем в условиях оранжереи.

У трех видов растений (*Syzygium paniculatum*, *Leucothoe axillaris*, *Metrosideros excelsa*), сохранивших зимой интенсивную зеленую окраску не только в оранжерее, но и в условиях южной и северной экспозиций, не наблюдалось большой разницы в содержании хлорофилла при интенсивностях света 400, 800 и 100 лк. Только лишь в листьях *Syzygium paniculatum* при большей освещенности (800 лк) было больше хлорофилла. Так как листья примерно половины растений, размещенных в рабочих помещениях, имели внешние признаки угнетения, то наблюдаемое в этих случаях уменьшение содержания хлорофилла нельзя отнести только за счет различий в освещенности растений. Вероятно, и общее состояние растений оказывало влияние на содержание хлорофилла.

Было сделано сопоставление результатов, полученных в летний и зимний периоды (табл. 3). Особое внимание следует при этом обратить на оранжерейную экспозицию. Оказалось, что в условиях оранжереи при уменьшении интенсивности света от 2500 до 400 лк содержание хлорофилла не изменилось у пяти видов растений: *Ochna multiflora*, *Griselinia littoralis*, *Syzygium paniculatum*, *Leucothoe axillaris*, *Metrosideros excelsa*. Содержание хлорофилла уменьшилось у двух видов: *Macleania angulata* и *Brunfelsia macrophylla*, а у *Pittosporum crassifolium*, *Chloranthus spicatus* увеличилось. У растений южной экспозиции при уменьшении освещенности от 15 000 до 800 лк уменьшилось содержание хлорофилла у четырех видов: *Ochna multiflora*, *Pittosporum crassifolium*, *Brunfelsia macrophylla*, *Leucothoe axillaris*. Однако у трех видов из них было пожелтение листьев, связанное с ухудшением состояния растений на данной экспозиции. Содержание хлорофилла не изменилось у двух видов: *Griselinia littoralis* и *Metrosideros excelsa*. У трех видов (*Macleania angulata*, *Chloranthus spicatus*, *Syzygium paniculatum*) оно увеличилось. У растений северной экспозиции увеличилось содержание зеленого пигмента у четырех видов: *Ochna multiflora*, *Brunfelsia macrophylla*, *Chloranthus spicatus*, *Syzygium paniculatum*. У трех видов растений (*Macleania angulata*, *Griselinia littoralis*, *Pittosporum cras-*

sifolium), имевших пожелтевшие листья, уменьшилось содержание хлорофилла и у двух видов осталось без изменений (*Metrosideros excelsa*, *Leucothoe axillaris*).

Таким образом, на основании результатов, полученных при определении содержания хлорофилла у растений при разной интенсивности света и в разное время года, не было обнаружено четкой закономерности в изменении содержания хлорофилла. Растения по-разному реагируют на изменение светового режима: одни из них отзываются на изменение интенсивности освещения изменением содержания хлорофилла, другие же практически не изменяют его содержания.

Изменение содержания хлорофилла сопряжено также с общим состоянием растений независимо от условий светового режима.

Основываясь на классификации Монтфорта (Montfort, 1948, 1950), исследованные нами виды растений можно разделить на два типа по их реакции на изменение условий светового режима: фотолабильный и фотостабильный. К фотолабильному типу мы отнесли те виды растений, у которых уменьшается содержание хлорофилла при увеличении интенсивности освещения (№№ 1—7 в табл. 1), к фотостабильному — растения, в листьях которых увеличивалось или не изменялось содержание хлорофилла при увеличении интенсивности света (№№ 8—10). Как видно из табл. 4, к типу фотолабильных и фотостабильных растений относятся как светолюбивые, так и теневыносливые виды растений.[2] Тот факт, что виды одной и той же экологической принадлежности имеют разный тип реакции пигментной системы, наводит на мысль, что это связано с внутренними генетически обусловленными факторами. Можно думать, что растения с фотостабильным типом пигментной системы окажутся с точки зрения сохранения декоративных качеств более стойкими по отношению к различным световым условиям помещений по сравнению с растениями, имеющими фотолабильный тип пигментной системы.

ТАБЛИЦА 4

Классификация растений по их реакции на изменение интенсивности освещения

Вид растения	Реакция на увеличение интенсивности освещения	Принадлежность к фототипу	Принадлежность к экотипу
Macleania angulata	Уменьшение содержания хлорофилла	Фотолабильный	Светолюбивое
Ochna multiflora	То же	»	»
Griselinia littoralis	» »	»	»
Pittosporum crassifolium	» »	»	»
Brunfelsia macrophylla	» »	»	Теневыносливое
Chloranthus spicatus	» »	»	»
Ligustrum ovalifolium	» »	»	Светолюбивое
Syzygium paniculatum	Увеличение содержания хлорофилла	Фотостабильный	»
Leucothoe axillaris	То же	»	Теневыносливое
Metrosideros excelsa	Сохранение содержания хлорофилла	»	Светолюбивое

Как показали дальнейшие наблюдения за ростом и развитием растений, самыми устойчивыми к действию света различной интенсивности в условиях помещений оказались растения с фотостабильным типом пигментной системы: *Syzygium paniculatum*, *Leucothoe axillaris* и *Metrosideros excelsa*. На всех трех экспозициях они имели интенсивную зеленую окраску листьев и нормально развитые побеги. Эти растения можно успешно использовать в озеленении интерьеров, имеющих разный световой режим (в наших условиях — от 100 до 15 000 лк). Что касается фотолабильных видов растений, то наиболее оптимальные условия для их роста и разви-

[2] Принадлежность к экотипу была нами определена по «Флорам» тех областей, в которых произрастают растения в естественных условиях.

тия оказались на западной экспозиции, которая по световым условиям была близкой к оранжерее (освещение 2500—400 лк). Хорошо росли и развивались фотолабильные растения и на южной экспозиции, однако они имели пожелтевшую листву, снижающую их декоративную ценность. На северной экспозиции было нарушено нормальное развитие у растений, имеющих фотолабильный тип пигментной системы, но не у всех в одинаковой мере. *Chloranthus spicatus*, *Brunfelsia macrophylla* имели побеги с вытянутыми междоузлиями и утонченными листовыми пластинками.

Следовательно, более стойкими к действию света различной интенсивности (с точки зрения сохранения декоративных качеств) были растения с фотостабильным типом пигментной системы, менее стойкими — растения с фотолабильным типом пигментной системы.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность кандидату биологических наук Т. Г. Масловой за постоянную помощь при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Адейшвили Н. И., Б. Д. Патарова. (1964). Влияние интенсивности освещения на содержание пигментов пластид в листьях чая. Субтроп. культуры, 4. — Вакула В. С. (1962). Отношение к свету декоративных и типичных форм древесных растений. Бот. ж., 47, 10. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. В кн.: Исследования по экологии, фитоценологии, физиологии. Л. — Горышина Т. К., Л. И. Заботина, Е. Г. Прудина. (1975). Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5. — Горышина Т. К., М. Б. Митина. (1974). Фотосинтез дубравных растений как физиологическая основа их продуктивности. В кн.: Биол. продукт. и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Клочкова М. П. (1970). Исследование пигментов листьев периллы в зависимости от интенсивности и спектрального состава света. Сб. трудов АФИ ВАСХНИЛ, 21. — Любименко В. Н. (1926). О пигментах пластид в связи с хроматической адаптацией. Дневн. Всес. съезда ботан., М. — Любименко В. Н. (1928). Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза. Изв. научного инст. им. Лесгафта, 24, 1—2. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Нестерович М. Д., Г. И. Маргайлик. (1962). Влияние интенсивности света на накопление хлорофилла в хвое сосны обыкновенной и величину древесного прироста. В кн.: Экспериментальная ботаника. Минск. — Осипова О. П., Х. Я. Хейн, А. А. Ничипорович. (1971). Активность фотосинтетического аппарата растений, выросших при разной интенсивности света. Физиол. раст. 18, 2. — Попова И. А. (1958). О пигментах листьев памирских растений. Бот. ж., 43, 11. — Сапожников Д. И., Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Ф. Попова. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — Ходжаев А. С., А. Кариев. (1971). Влияние интенсивности освещения на фотосинтетический аппарат хлопчатника. Узб. биол. журн., 2. — Цельникер Ю. Д., И. С. Малкина, И. Ф. Князева. (1971). Реакция фотосинтетического аппарата клена остролистного на изменение режима освещения. Физиол., раст., 18, 6. — Bonnier G. (1895). Réchèrches experimentales sur l'adaptation des plantes en climat alpin. Ann. sci. nat., bot. sér. 7, 20. — Griffon E. (1899). L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes. Ann. sci. nat., bot. ser., 10. — Henrici M. (1919). Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenen-Pflanzen. Verh. d. Naturforsch. Ges., 30, 43. — Montfort C. (1948). Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reactiontypen. Natur und Volk, 78, 7/9. — Montfort C. (1950). Photochemische Wirkung des Hönenklimas aut die chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel und Hochgebirge. Zeitschr. f. Naturforsch., 56. — Willstätter R., A. Stoll. (1918). Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure, Berlin. — Zeller A. (1935). Untersuchungen über Chlorophyllgehalt, Trockengewicht und Aschengehalt in Abhängigkeit von Seehöhe und Jahreszeit. Beitr. Bot. Zentralbl., 54, 19.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 VIII 1978.

УДК (07) 58.04 : 581.331.2 : 581.522.6

Л. В. Харина, А. В. Чудный, В. В. Патрикеев

ПРИМЕНЕНИЕ ЛЮМИНЕСЦЕНТНЫХ КРАСИТЕЛЕЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПЫЛЬЦЫ

L. V. KHARINA, A. V. CHUDNY, V. V. PATRIKEEV. THE USE OF LUMINESCENT DYES IN STUDIES OF DISTRIBUTION OF POLLEN

Изложены итоги опытов по маркированию пыльцы. Наружное нанесение люминесцентных красителей на пыльцевые зерна с последующим просмотром в люминесцентном микроскопе макростробилов сосны позволяют наблюдать распространение пыльцы отдельных растений.

Успех работ по изучению процессов опыления растений зависит в значительной степени от совершенства методов идентификации и учета распространяющихся пыльцевых зерен.

В настоящее время для учета общей массы пыльцы широко применяется метод стеклянных ловушек и его модификации. С помощью этого метода были установлены дальность полета пыльцевого облака (Федорова, 1950) и отдельных пыльцевых зерен (Гричук, Заклинская, 1948; Мальгина, 1950), закономерности перемещения пыльцы внутри древостоя и между популяциями (Koski, 1970; Семериков, Глотов, 1971; Яровенко, 1971; Дрейманис, 1972), специфичность действия на распространение пыльцы некоторых метеорологических факторов (Ромашов, 1955; Молчанов, 1961).

Для учета распространения пыльцы отдельных растений применяют радиоактивные изотопы фосфора и марганца. Меченые соединения вносят в почву, а также непосредственно в растения через кору побегов, в ствол и в пазуху листа (Панкратова, 1956; Фомин, Астахова, 1957; Крупенин, 1967; Крупенин, Будак, 1967; Koski, 1970; Семин и др., 1971; Stern, 1972). По заключению Коски, при работе с древесными растениями приходится пользоваться высокими дозами изотопов и поэтому радиация, испускаемая маркирующим веществом, повреждает деревья и особенно почки настолько сильно, что маркированные деревья вскоре после окончания опыта приходится вырубать. Обнаружение меченой пыльцы производится радиоавтографически на пленках-ловушках. При этом выявляется одно из семи маркированных зерен. Указанные недостатки существенно ограничивают применение этого метода.

Принимая во внимание особенности существующих методов, мы предприняли попытку разработать способ маркирования пыльцы отдельных растений окрашиванием ее люминесцентными красителями. При этом предполагалось проводить окрашивание пыльцы разных особей разными красителями, а принадлежность того или иного зерна к отдельным растениям устанавливать по характерному для определенного красителя свечению (Чудный и др., 1973).

Эксперимент проводился в два этапа. Первый этап — лабораторный — был необходим для выбора красителя и его оптимальной концентрации; второй этап состоял в разработке методики применения наиболее перспективных красителей в полевых условиях.

I этап. Испытывалось два способа окраски пыльцы: введение красителя внутрь пыльцевых зерен и наружное нанесение красителя на оболочку пыльцевого зерна.

При первом способе применялись три водорастворимых красителя: тиофлавин (зеленый), родамин Б (красный), аминотерефталиевая кислота (синий) — в концентрациях 0.0008, 0.0015, 0.0025, 0.005%. Все красители хорошо растворимы в воде и применяются для окраски объектов в микробиологии и гистологии.

Ветви лещины и осины ставили в сосуды с указанными красителями. В контрольном варианте ветви помещали в водопроводную воду. В муж-

ских почках спорогенная ткань находилась на стадии материнских клеток пыльцы. В этот период происходит интенсивное поступление воды с растворенными в ней веществами в ткани генеративных органов (Бочурова и др., 1975). Окончательная дифференциация пыльцы и ее высыпание происходили при выдерживании веток 5—7 дней в воде и в растворах красителей.

Просмотр пыльцы в люминесцентном микроскопе показал, что различия в окраске пыльцевых зерен между всеми вариантами окрашивания и контролем не обнаруживались. Наблюдалась только естественная люминесценция, свойственная пыльце. Ввиду этого в последующих опытах этот способ окрашивания не применялся.

Для наружного окрашивания использовались люминесцентные красители: оранжево-красный [4-(4′-диметиламино-бензильиден)-2-фенилоказалон $C_{18}H_{16}N_2O_2$] и светло-зеленый [2-(*0*-оксифенил-бензоксазол $C_{13}H_9O_3N$] в виде 0.5—1% раствора в хлороформе и скипидаре.[1] Пыльцу лещины, осины или сосны, насыпанную тонким слоем в чашки Петри, заливали небольшим количеством раствора красителя с последующим быстрым испарением растворителя воздушной струей вентилятора. Пыльцевые зерна, подвергнутые обработке красителями, и контрольные просматривали в люминесцентном микроскопе. От применения скипидара в качестве растворителя пришлось вскоре отказаться. Отличаясь относительно малой летучестью, медленно испаряясь, он склеивал пыльцевые зерна, отчего вся масса теряла подвижность. При использовании хлороформа пыльцевые зерна хорошо люминесцировали, внешних изменений в их строении не наблюдалось.

Для определения жизнеспособности пыльца после окрашивания проращивалась по методике Н. В. Котеловой (1956), И. А. Каурова и В. С. Вакулы (1961), З. П. Паушевой (1970), или в ней цитохимически выявлялась пироксидаза, наличие которой характерно для жизнеспособной пыльцы (Шардаков, 1940).

Пыльца, окрашенная наружным нанесением красителя в хлороформе, у всех испытуемых видов имела в ультрафиолетовом свете яркое, характерное для данного красителя свечение. Положительная реакция на пироксидазу у этой пыльцы составляла 89% по сравнению с 90% в контроле. Процент проросших пыльцевых зерен у окрашенной пыльцы и в контроле колебался около 90%, не различаясь достоверно.

Исходя из этого был сделан вывод, что наружное нанесение красителя в виде 0.5—1 % раствора его в хлороформе не снижает жизнеспособности пыльцы.

II этап. Способ наружного нанесения красителя, оказавшийся эффективным при испытании в лаборатории, в течение двух лет (1971—1972) проверялся в условиях естественного опыления деревьев сосны. Требовалось выяснить, будут ли при микроскопическом исследовании макростробилов в ультрафиолетовом свете окрашенные пыльцевые зерна выделяться на фоне окружающих тканей.

Опыт проводился в культурах сосны обыкновенной посадки 1950 г. В 1959 г. для улучшения освещения были проведены равномерное прореживание культур и обрезка 3—4-летнего прироста ствола. Расстояние между рядами деревьев 3 м.

Обработке были подвергнуты два дерева, имеющие обильное мужское цветение; микростробилы одного дерева были окрашены оранжево-красным люмогеном, другого — светло-зеленым. Раствор красителя наносился с помощью пульверизатора при начале вылета пыльцы, когда ткани микроспорофиллов находятся в рыхлом состоянии. Через день

---

[1] Красители под указанными названиями (оранжево-красный и светло-зеленый) выпускаются отечественной промышленностью. Нерастворимы в воде, хорошо растворяются в хлороформе, скипидаре. Используются в технике, например для покрытия дорожных знаков.

окраску повторяли для лучшего окрашивания нижележащих слоев пыльцы. Через 10—20 дней после завершения пыления у 51 дерева, равномерно размещенных по территории участка, производился сбор макростробилов. Макростробилы собирали с верхней хорошо освещенной, нормально развитой части кроны, по четырем сторонам света, с каждого дерева по 6—8 шт. До микроскопического анализа они хранились в стеклянных бюксах в морозильнике холодильника.

При обработке материала макростробилы препарировали на отдельные семенные чешуйки. 10—15 наиболее развитых чешуек из средней части шишечки помещали на предметное стекло в каплю воды кроющей чешуйкой вниз и просматривали в люминесцентном микроскопе МЛ-2 при увеличении 5×21, используя фильтр УФС-3-3, пропускающий ультрафиолетовые лучи с длиной волны 365—440 нм.

При таких условиях наблюдения семенная чешуйка макростробила люминесцировала бежево-красным и густо-красным цветом; семяпочка была салатного цвета, живица — голубовато-синяя.

Опознавание окрашенных зерен осуществлялось при сопоставлении их цвета и тональности с образцами пыльцы, взятыми в качестве контроля. Контролем служила неокрашенная пыльца, наблюдаемая вне макростробилов, и окрашенные пыльцевые зерна, занесенные в макростробилы при контролируемом скрещивании. Неокрашенные пыльцевые зерна сосны практически не имеют люминесценции. Зерна, окрашенные оранжево-красным или светло-зеленым люмогеном, люминесцируют соответственно ярко-красным и желто-зеленым цветом. Наряду с ярко светящимися пыльцевыми зернами в макростробилах встречались зерна того же цвета, но более слабого свечения. Это объясняется, по всей вероятности, неравномерным окрашиванием зерен при нанесении красителя на микростробилы, их пребыванием на ярком солнечном свету, а также контактом пыльцы с активными биологическими соединениями семенной чешуйки.

При просмотре 300 собранных макростробилов у 53% обследованных деревьев была обнаружена пыльца бесцветная, оранжево-красная и желто-зеленая, т. е. эти деревья опылились немеченой пыльцой и пыльцой обоих маркированных деревьев; 31% деревьев имели пыльцу бесцветную и желто-зеленого цвета, 16% — бесцветную и оранжево-красную, т. е. в двух последних случаях в опылении приняло участие какое-то одно из маркированных деревьев.

Деревья, близ стоящие и максимально удаленные от источника распространения окрашенной пыльцы (100 м), удерживали в своих шишечках примерно одинаковое количество меченых зерен. Не наблюдалось тенденции к уменьшению содержания меченой пыльцы по мере удаления от ее источника. Эти данные, говорящие о равномерности распространения пыльцы по участку, обусловлены, по всей вероятности, небольшими его размерами (170×50 м), обильным пылением сосны в годы эксперимента, а также переменным ветром в период массового пыления.

Для определения вероятности самоопыления исследовали насыщение макростробилов дерева собственной пыльцой. С этой целью в течение двух лет проводили обследование макростробилов двух деревьев, пыльца которых окрашивалась люмогенами. На семенных чешуйках одного из них не было обнаружено собственных маркированных пыльцевых зерен, у второго незначительное их число (6 из 99 учтенных) было отмечено лишь в один год наблюдения. Это свидетельствует о весьма малой возможности самоопыления.

По итогам проведенных опытов можно заключить, что наружное нанесение красителя является эффективным способом идентификации пыльцы. Этот способ в соединении с люминесцентным микроскопированием, отличаясь относительной простотой, может быть использован при изучении распространения пыльцы, а также в других опытах, где необходимо регистрировать принадлежность пыльцы к определенному растению.

ЛИТЕРАТУРА

Бочурова Н. В., Е. Г. Минина, Л. В. Харина. (1975). Ростовые вещества в побегах разного пола у тополя бальзамического и сосны обыкновенной. Лесоведение, 5. — Гричук В. П., Е. Д. Заклинская. (1948). Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. — Дрейманис А. А. (1972). Распространение пыльцы сосны обыкновенной и семеношение на некоторых семенных плантациях Латвийской ССР. Автореф. дис. на соискание ученой степени кандидата с.-х. наук. Елгава. — Кауров И. А., В. С. Вакула. (1961). Влияние гиббереллина на прорастание пыльцы древесных растений. Бот. ж., 46, 8. — Котелова Н. В. (1956). Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качество семян и сеянцев сосны обыкновенной. Научно-технич. информация МЛТИ, 20. — Крупенин К. А. (1967). К вопросу о некоторых особенностях работы с пыльцой, меченой радиоактивными изотопами. Тр. Кишеневск. с.-х. инст., 46, 3. — Крупенин К. А., Б. И. Будак. (1967). Изучение распространения пыльцы кукурузы с помощью меченых атомов. Тр. Кишеневск. с.-х. инст., 46, 3. — Мальгина Е. А. (1950). Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР. Тр. Инст. геогр., вып. 46. — Молчанов Л. А. (1961). Лес и климат. — Панкратова Н. М. (1956). Применение меченых атомов при изучении плодоношения древесных пород. Бюлл. научно-технич. информации ВНИИЛМ, 1. — Паушева З. П. (1970). Практикум по цитологии растений. — Ромашов Н. В. (1955). Биология плодоношения дуба и причины эпизодичности этого процесса. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 10. — Семериков Л. Ф., Н. В. Глотов. (1971). Оценка изоляции в популяции скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.). Генетика, 2. — Семин В. С., Л. И. Левицкая, В. В. Крылова. (1971). Изучение опыления и плодоношения плодовых с помощью маркированной пыльцы. Ж. с.-х. биол., 6, 5. — Федорова Р. В. (1950). Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба. Тр. Инст. геогр., вып. 46. — Фомин А. Е., Н. К. Астахова. (1957). К методике метки пыльцы у растений. Селекция и семеноводство, № 3. — Чудный А. В., В. В. Патрикеев, Л. В. Харина. (1973). Способ определения индивидуальной и видовой принадлежности пыльцы растений. Авт. свидет. № 370927. Бюлл. «Открытия, изобретения, промышленные образцы, товарные знаки», 12. — Шардаков В. С. (1940). Реакция на пироксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений. ДАН СССР, 26, 3. — Яровенко В. С. (1971). Биология цветения и плодоношения сосны обыкновенной как основа для организации лесосеменного хозяйства. Автореф. дис. на соискание ученой степени кандидата с.-х. наук. Харьков. — Koski V. (1970). A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. Helsinki. — Stern K. (1972). Über die Ergebnisse einiger Versuche zur räumlichen und zeitlichen Verteilung des Pollens einzelner Kiefern. Z. Pflanzenzücht, 67, 4.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лесоводства и механизации
лесного хозяйства,
Пушкино Московской обл.

Получено 10 V 1976.

УДК 562.635.3 (575.4)

Е. Ф. Петрова, К. П. Попов

FICUS AFGHANISTANICA WARB. В БАДХЫЗЕ

E. F. PETROVA, K. P. POPOV. *FICUS AFGHANISTANICA* WARB. IN BADHYZ

Очерчен ареал инжира афганистанского на юге Туркмении, указаны основные местонахождения, описаны экологические и морфологические особенности этого вида. Отмечена спонтанная межвидовая гибридизация инжира в Бадхызе.

Инжир афганистанский *Ficus afghanistanica* Warb. является одним из наименее изученных видов, родственных инжиру обыкновенному *Ficus carica* L., произрастающему на юге Средней Азии. В отечественной литературе о *F. afghanistanica* имеются лишь разрозненные и отрывочные сведения, касающиеся географического распространения этого вида как в природе, так и в культуре на юге Туркмении и Таджикистана, а также краткие ботанические описания (Попов, 1928—1929; Богушевский, 1935;

Дробов, 1935; Розанов, 1959; Запрягаева, 1968; Пахомова, 1971; Камелин, 1973).

Инжир афганистанский имеет ограниченное распространение на территории Средней Азии. Не случайно он не вошел в состав «Флоры СССР» (Ярмоленко, 1936) и региональной «Флоры Туркмении» (Иванов, 1937). Он обладает определенными морфологическими, а также экологическими отличиями от инжира обыкновенного (афганистанский инжир более ярко выраженный ксерофит). К тому же, по данным Н. К. Арендт (1966), инжир афганистанский является триплоидом (2n=39).

Материалы по инжиру афганистанскому в Бадхызе (Южная Туркмения, междуречье Таджена и Мургаба) собраны нами в трех экспедициях в 1974—1976 гг.

На территории Туркмении *F. afghanistanica* обитает в гористой части Бадхыза, но единичные особи нами отмечены в Восточном Копетдаге (ущелье Доробейт). В Бадхызе проходит северная граница распространения этого вида, основной ареал которого расположен в Афганистане (Warburg, 1904). На территории СССР он встречается в немногих изолированных местонахождениях вдоль самой границы с Ираном и Афганистаном от хребта Гяз-Гедык на западе (перевал Рахматур) до ущелья Малое Пеленговали (в 60 км к югу от пос. Тахта-Базар) на востоке. Общая протяженность ареала этого вида в советской части Бадхыза по прямой линии между крайними местонахождениями составляет 180 км. Если в западной части инжир афганистанский обитает нередко на отвесных скалах хребта Гяз-Гедык, то в центральной и восточных частях Бадхыза он распространен только в ущельях, за пределами которых нигде не обнаружен. Вертикальный диапазон местонахождений невелик — от 500 до 1000 м над ур. м. Наиболее распространен этот инжир в ущелье Пеленговали, где ориентировочно обитает до 500 его экземпляров. Общая численность вида на территории Туркмении едва ли достигает тысячи экземпляров. Не случайно *F. afghanistanica* занесен в «Красную книгу. . .» (1975).

Во всех местонахождениях инжир афганистанский имеет следы подмерзания и сильно кустится. Однако жизнеспособность его высокая. На обнаженных скалах (рис. 1) кусты его достигают 3—4 м в высоту и в ширину, густо облиственны и местами обильно плодоносят. Несмотря на сильнейшую летнюю засуху и периодический нагрев скал до температуры 50—60°, листья инжира афганистанского сохраняют интенсивную темно-зеленую окраску и не опадают летом. Семенная продуктивность его высокая, распространяются семена птицами и дикобразами. Проращивание семян обнаружило их высокую всхожесть (80—90%) и растянутость периода прорастания. Однако семенное возобновление вида слабое.

В западной и центральной частях своего ареала в Бадхызе инжир афганистанский обитает вместе с инжиром обыкновенным. Здесь обычны гибридные формы с промежуточными признаками родителей. В более сухой восточной части (ущелье Пеленговали и Малое Пеленговали) инжир обыкновенный встречается как исключение, притом в более влажных нишах. В результате изучения собранного материала мы описали общую морфологию и выявили полиморфизм инжира афганистанского из Бадхыза.

Кустарник высотою и шириною до 3—4 м, ветви темно-бурые, толщина до 8—10 см, очень характерна высокая побегообразующая способность. Число боковых побегов на основной ветви может достигать 6—12, их суммарная длина превышает длину основного побега в 6—8 раз. По окраске побеги варьируют от желтых до темно-коричневых, а по опушению — от сильно опушенных до голых. Листья монотипные, 3- и 5-лопастные, 5—14 см длины, 6—16 см ширины, дважды- и триждырассеченные по всему краю или по центральной лопасти (что не характерно для инжира обыкновенного), кожистые, грубошершавые с верхней стороны, с нижней стороны шероховатые, редкоопушенные. Внутривидовое

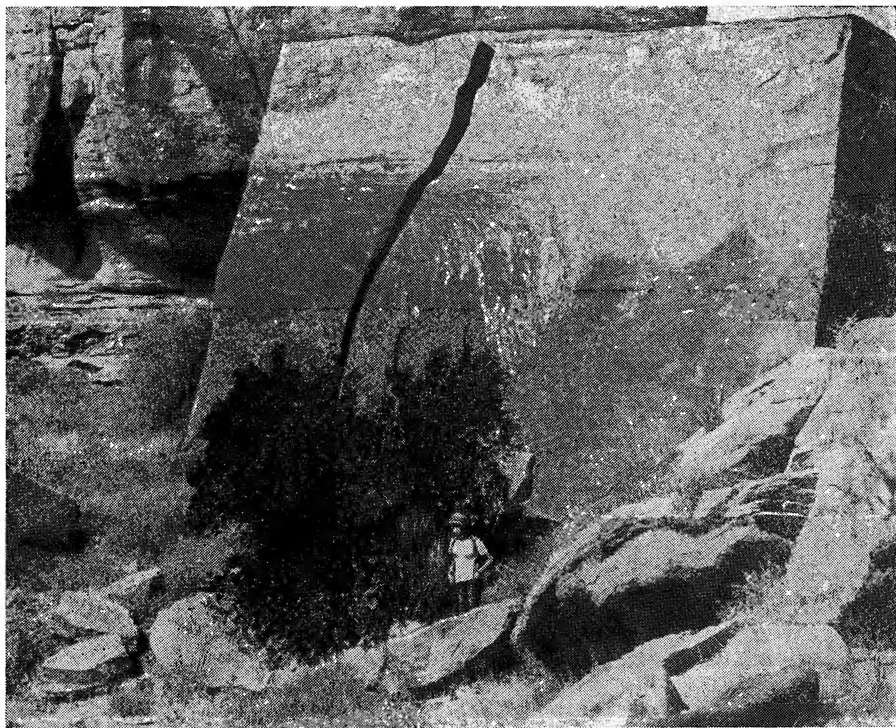


Рис. 1. Дикорастущий *Ficus afghanistanica* Warb. Бадхыз. Ущелье Инжирли, 1974 г.

разнообразие форм по признакам листа, а именно по рассеченности центральной лопасти, показано на рис. 2. Край листьев в разной степени зубчатый или пильчатый, редко городчатый и выемчатый, в основном смешанного типа. Эпидерма у одних форм мелкоклеточная с большим числом устьиц, а у других состоит из очень крупных клеток и устьиц, как и у полиплоидных гибридов, полученных путем половой гибридизации *F. carica* L. и *F. afghanistanica* в Никитском ботаническом саду (Арендт, 1966; Арендт, Казас, 1971). Цветки второй генерации густо опушенные или голые, соплодия округлые, овальные или грушевидные, 1.4—3.0 см длины и 1.3—2.3 см ширины, густо или слабо опушенные, гладкие или слегка ребристые, красно-фиолетовые и сине-фиолетовые, редко кремовые, на вкус сладкие или пресные; плодоножка от 2.0 до 2.5 см длины, голая или опушенная, легко отделяющаяся от побегов при созревании соплодий.

Морфологически *F. afghanistanica* наиболее хорошо отличается от *F. carica* дважды-триждырассеченными листьями, которые почти лишены опушения, а также веероввидным типом ветвления с наличием коротких и многочисленных побегов на ветви. У инжира обыкновенного побеги чаще толстые; как правило, побегообразующая способность умеренная, а листовые пластинки снизу бархатисто опушенные. Ксероморфными признаками инжира афганистанского являются сильная редукция и очень жесткая текстура листовых пластинок, которые по своей площади в среднем вдвое уступают площади листьев у инжира обыкновенного. Половой диморфизм характерен для обоих видов. У инжира афганистанского одни особи являются функционально мужскими (опылителями, или каприфигами), тогда как другие — плодоносящие экземпляры (фиги со съедобными соплодиями) — функционально женские. В условиях Бадхыза цветение летне-осенней генерации инжира протекает в июле—августе, а созревание соплодий — в августе—сентябре.

Следует отметить, что у одной из форм инжира из ущелья Пеленговали было обнаружено сравнительно сильное опушение всех частей цветка,

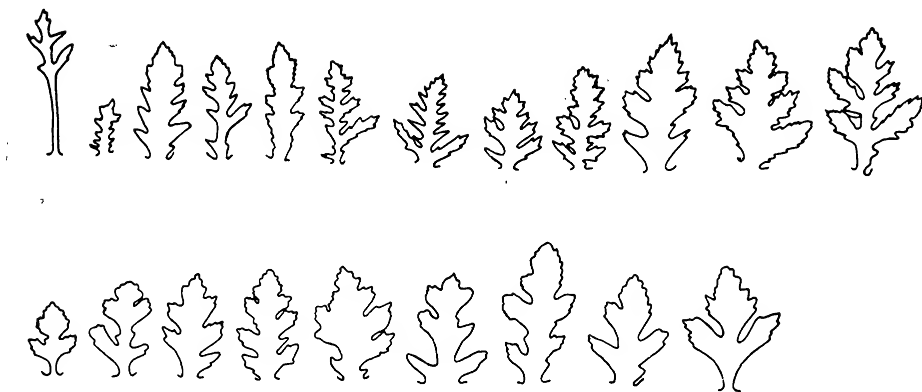


Рис. 2. Центральная лопасть листа *Ficus afghanistanica* Warb.

что характерно для обитающего в Пакистане, северо-западной Индии и Афганистане инжира прутьевидного *F. virgata* Roxb. и пальчатого *F. palmata* Forsk. (Miquel, 1848; Kitamura, 1960, 1964). Произрастание в Бадхызе спонтанных гибридов, образованных этими видами и инжиром афганистанским, не исключено. Об этом свидетельствуют такие признаки, обнаруженные у ряда форм инжира в Бадхызе, как отмеченная выше мелкоклеточная эпидерма, сильное опушение соплодий, тонкие и длинные шейки соплодий фиг второй генерации, длинные плодоножки. Все эти признаки характерны для инжира прутьевидного и пальчатого. Получены данные о спонтанной гибридизации между этими видами.

На северной границе своего ареала инжир афганистанский представлен сравнительно морозоустойчивыми формами, которые по предварительным данным переносят морозы до —15° С (абсолютные минимумы в Бадхызе в отдельные годы достигают —25—30° С). Отмечена также исключительная засухоустойчивость особей этого вида — более высокая, чем у фисташки настоящей.

ЛИТЕРАТУРА

Арендт Н. К. (1966). Межвидовые скрещивания в роде *Ficus* L. В кн.: Доклады сов. уч. на XVII Международном конгрессе по садоводству. М. — Арендт Н. К., А. Н. Казас. (1971). Использование полиплоидных форм в селекции инжира. Тр. Гос. Никитс. бот. сада, III. — Богушевский П. Н. (1935). Инжир Средней Азии. Сов. субтропики, 2, 6. — Дробов В. П. (1935). Дикие субтропические породы Средней Азии. В кн.: Субтропические культуры Средней Азии. Ташкент. — Запрягаева В. И. (1968). Флора Таджикской ССР, III. — Иванов Н. А. (1937). Флора Туркмении, 2, 1. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975).— Пахомова М. Г. (1971). Определитель растений Средней Азии. 2. — Попов М. Г. (1928—1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 22, 3. — Розанов Б. С. (1959). Итоги сортоизучения и селекции инжира в республиках Средней Азии. Тр. н.-и. инст. сад., виноград. и субтроп. культур им. И. В. Мичурина, I. — Ярмоленко А. В. (1936). Смоковница или фикус. Флора СССР, V. — Miquel F. A. G. (1848). Prodromus Monographie *Ficus*. The London Journ. of Bot., 6 : 514—588. — Kitamura S. (1960). Flora of Afghanistan. Kyoto. — Kitamura S. (1964). Plants of West Pakistan and Afghanistan. Kyoto. — Warburg O. (1904). Die Gattung *Ficus* in nichtropischen Vorderasien. In: Festschrift zum Feier des siebzigsten Geburtstages: 364—370.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград,
Туркменская опытная станция ВИР,
пос. Кара-Кала.

Получено 21 XI 1977.

УДК 001.11 : 582.998

Т. Г. Леонова

О НАПИСАНИИ ВИДОВЫХ ЭПИТЕТОВ ДВУХ ПОЛЫНЕЙ — *ARTEMISIA SANTONICA* L. И *A. SIEVERSIANA* WILLD. (*ASTERACEAE*)

T. G. LEONOVA. THE SPELLING OF TWO SPECIFIC EPITHETS OF THE GENUS *ARTEMISIA* L. — *A. SANTONICA* L. AND *A. SIEVERSIANA* WILLD. (*ASTERACEAE*)

1. *Artemisia santonica* L.

В некоторых своих работах (Леонова, 1969а, б, 1971) взамен распространенного прежде в отечественной и иностранной литературе названия *Artemisia monogyna* Waldst. et Kit. я восстановила забытый линнеевский вид *A. santonica* L., что получило признание в печати. Однако некоторые зарубежные ботаники (Persson, 1974, 1976; Cullen, 1975) приняли его в среднем роде как *A. santonicum*, следуя протологу, опубликованному К. Линнеем (Linné, 1753) в первом издании его «Species plantarum».

Линней заимствовал это название из полиномиала рода *Absinthium* (β. *Absinthium santonicum gallicum* — Bauhin, 1593), не изменив средний род видового эпитета на женский, свойственный роду *Artemisia*. В двух последующих (втором и третьем) изданиях того же труда, вышедших при жизни Линнея (1763, 1764), мы также находим *A. santonicum*. Однако в более поздних изданиях своих работ Линней (1767, 1774) исправил название вида на *A. santonica*.

В женском роде это название и было принято последующими ботаниками — Штехманом (Stechman, 1775), Мурреем (Murray, 1784, 1797), Вильденовым (Willdenow, 1803), Шпренгелем (Sprengel, 1826), Бессером (Besser, 1841). Позднее этот вид был забыт и восстановлен мною как *A. santonica*, так как я считаю возможным отнести первоначальное окончание «cum» к разряду грамматических ошибок.

2. *A. sieversiana* Willd.

В XXVI томе «Флоры СССР» (Поляков, 1961), так же как и в остальной отечественной и зарубежной ботанической литературе, видовой эпитет этой полыни употребляется с буквой «e» в первом слоге — «sieversiana». В протологе же у Вильденова (Willdenow, 1803) эта буква отсутствует, на что обратил внимание Т. Тютин (Tutin, 1976), восстановивший первоначальное написание этого вида в своей интересной и серьезной обработке полыней во «Flora Europaea». Правильно следует писать этот эпитет как «sieversiana» в соответствии с начертанием фамилии русского ботаника И. Сиверса (Sievers I.), в честь которого и был назван вид. Скорее всего, Вильденов допустил грамматическую ошибку.

ЛИТЕРАТУРА

Леонова Т. Г. (1969а). Род *Artemisia* L. В кн.: Е. В. Вульф. Флора Крыма, 3,3. — Леонова Т. Г. (1969б). *Artemisia santonica* L. В кн.: Е. В. Вульф. Флора Крыма, 3, 3. Дополнение. — Леонова Т. Г. (1971). Критические заметки о полынях подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 7. — Поляков П. П. (1961). Род *Artemisia* L. Флора СССР, XXVI. — Bauhin J. (1593). De plantis *Absynthii* nomen. — Besser W. (1841). De *Artemisia virente* Moenchii de que *Santonica* Linnei. Linnaea, 15. — Cullen J. (1975). *Artemisia* L. В кн.: Davis P. H. (ed.), Flora of Turkey, 5. — Linné C. (1753, 1763, 1764). Species plantarum, ed. 1, 2, 3. — Linné C. (1767). Systema naturae, ed. 12, 2. — Linné C. (1774). Systema vegetabilium, ed. 13. — Murray A. (1784, 1797). Systema vegetabilium, ed. 14, 15. — Persson K. (1974). Biosystematic studies in the *Artemisia maritima* complex in Europe. Opera Bot., 35. — Persson K. (1976). *Artemisia* L. ssp. 9—19. Flora Europaea, 4. — Sprengel C. (1826). Systema vegetabilium, ed. 16, 3. — Stechman J. P. (1775). Dissertatio de Artemisiis. — Tutin T. G. (1976). *Artemisia* L. Flora Europaea, 4. — Willdenow C. L. (1803). Species plantarum, ed. 4, 3, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 VI 1978.

УДК 581.43:582.998

А. В. Фисюнов, Н. А. Остапенко

РЕГЕНЕРАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *ACROPTILON REPENS* (L.) DC. *(ASTERACEAE)* ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

A. B. FISYUNOV, N. A. OSTAPENKO. REGENERATION ACTIVITY OF THE ROOT SYSTEM OF *ACROPTILON REPENS* (L.) DC. (*ASTERACEAE*) UNDER DIFFERENT SOIL MOISTURE LEVELS

Изложены результаты трехлетних исследований регенерационной способности подземных органов *Acroptilon repens* при влажности 15, 20 и 30% от абсолютно сухого состояния черноземной почвы. При изучении вегетативного возобновления *Acroptilon repens* определялся расход пластических веществ.

Среди сорных растений юго-степной почвенно-климатической зоны Украины *Acroptilon repens* (L.) DC. занимает особое место. По количеству ущерба, наносимого сельскому хозяйству, он не уступает другим сорнякам, а по иссушению почвы даже превосходит действия засухи.

Подрезка подземных органов *A. repens* при различных способах почвообработки (весной, летом или осенью) как мера борьбы с этим сорняком не всегда достаточно эффективна и не приводит к его полной гибели. На практике при исключении из системы мер борьбы хотя бы одного элемента почвообработки и пренебрежении к биологическим особенностям сорняка подрезка не только не угнетает сорное растение, но и способствует усилению его роста и активизирует образование новых побегов в большом количестве.

Учитывая, что корневая система *A. repens* проникает на большую глубину, очень важно было выяснить ее жизнеспособность ниже пахотного слоя при различной влажности почвы, так как именно эта часть корневой системы обеспечивает вегетативное возобновление подрезанных растений.

Для определения регенерационной способности подземных вегетативных органов *A. repens* на куртине с хорошо развитыми растениями экскаватором выкапывали круглую яму глубиной 1 м. На образовавшемся «островке» послойно (через каждые 10 см) отбирали отрезки корней длиной по 10 см, которые после измерения их толщины и взвешивания сразу же укладывали в целлофановые мешочки. Часть отрезков отбирали для установления в них запаса пластических веществ. Одновременно определяли и влажность почвы в тех слоях, где отбирали подземные органы сорняка.

Для определения степени регенерации подземных органов *A. repens* отрезки корней по 10 штук укладывали в сосуды с почвой на глубину 5—6 см с влажностью почвы 15, 20 и 30% от абсолютно сухой массы. Повторность опыта трехкратная. Необходимую влажность почвы создавали следующим образом. В почве, взятой с пахотного участка, определяли содержание гигроскопической влаги. Затем в каждый сосуд с почвой добавляли определенное количество воды для получения необходимой влажности. Для поддержания влажности в почве сосуды в течение опыта были накрыты стеклами. После появления отростков на поверхности почвы ежедневно в течение 10 дней в каждом сосуде подсчитывали число отрезков с одним, двумя и тремя побегами, измеряли высоту каждого побега (от основания до верхушки листа) и определяли среднее число побегов на отрезок корня.

При определении расхода пластических веществ на поддержание жизненных процессов в корневых отрезках и на формирование новых побегов из спящих почек у образовавшихся молодых побегов систематически удаляли все подземные части. Затем отрезки тщательно очищали от почвы, взвешивали и после измельчения помещали в бюксы и выдерживали в сушильном шкафу в течение 5—6 ч при температуре 105° С. По разности

показателей между исходно абсолютной сухой массой отрезков до опыта и таковой же после опыта определяли количество пластических веществ, израсходованных на образование новых побегов.

Было установлено (табл. 1), что во все годы исследования запас пластических веществ в корневых отрезках *A. repens*, взятых с глубины 30—40, 40—50 и 50—60 см, остается практически на одном уровне; с увеличением глубины залегания корневой системы содержание этих веществ уменьшается, что и определяет степень регенерационной способности его подземных органов.

ТАБЛИЦА 1

Регенерационная способность корневых отрезков *A. repens* при различной влажности почвы

Глубина слоя почвы, из которого отобраны отрезки корней, см	Число отросших отрезков (в %) при различной влажности почвы								
	1975 г.			1976 г.			1977 г.		
	15	20	30	15	20	30	15	20	30
30—40	90	80	70	70	60	80	80	60	40
40—50	90	40	20	90	80	50	30	40	40
50—60	40	60	20	60	10	0	30	40	40
60—70	70	60	40	20	0	0	30	40	0
70—80	20	40	30	0	0	0	20	40	10
80—90	0	40	10	0	0	0	20	40	0
90—100	0	10	20	0	0	0	10	20	0

Наиболее жизнеспособны отрезки корней *A. repens*, взятые в верхней части материнского растения. С увеличением влажности почвы наблюдается тенденция к снижению регенерационной способности подземных органов. Избыток влаги в почве угнетает ростовые процессы, и в отдельные годы отрезки корней при влажности 30% уже на глубине 50—60 см не способны к отрастанию, в то время как при влажности 15 и 20% отрастание отрезков составило соответственно 60 и 10%. Однако в засушливом 1975 г. отрезки подземных органов *A. repens*, находясь в почве с влажностью 30%, отрастали, хотя побеги при этом были весьма ослаблены. Отсутствие в ряде случаев четкой закономерности в регенерации корневых отрезков сорняка при различной влажности почвы, видимо, связано с неодинаковым исходным запасом пластических веществ и различным количеством спящих почек.

Расход пластических веществ (в расчете на один отрезок) в корневой системе *A. repens* на поддержание жизненных процессов и формирование побегов в почве с влажностью 15, 20 и 30% составил в среднем за три года соответственно 6.1, 7.0 и 7.6%. При относительно равном исходном количестве пластических веществ в корневой системе во все годы исследования замечено, что в корневых отрезках на отрастание побегов в разные годы израсходовано неодинаковое количество этих веществ. Во влажные 1976 и 1977 гг. расход пластических веществ возрастал при отращивании отрезков корневой системы *A. repens* при максимальной влажности почвы. В целом можно отметить некоторую тенденцию к увеличению расхода пластических веществ на отрастание корневых отрезков с увеличением глубины их отбора при всех режимах влажности (табл. 2).

Если проследить за изменением морфологических признаков корневой системы *A. repens*, то можно заметить, что при одинаковой длине (10 см) каждого отрезка его исходная абсолютно сухая масса с увеличением глубины снижается за счет уменьшения толщины. Если в верхней части подпахотного слоя средняя толщина корневой части растения составила 6 мм, то на глубине 90—100 см — 2.8 мм.

ТАБЛИЦА 2

Расход пластических веществ (в %) на отрастание отрезков корней *A. repens* при различной влажности почвы

Глубина слоя почвы, из которого отобраны отрезки корней, см	Исходное количество пластических веществ в отрезках			Расход пластических веществ в расчете на один отрезок корня в почве с различной влажностью								
				1975 г.			1976 г.			1977 г.		
	1975 г.	1976 г.	1977 г.	15%	20%	30%	15%	20%	30%	15%	20%	30%
30—40	33.0	33.1	32.7	5.2	12.4	8.9	4.4	4.4	3.9	1.9	3.1	4.9
40—50	33.0	32.1	33.0	12.1	2.2	7.7	5.5	6.5	5.7	6.4	7.4	7.0
50—60	34.0	32.5	32.6	5.4	7.0	9.4	6.5	8.7	10.3	5.4	7.5	8.5
60—70	33.0	31.2	31.5	3.5	7.8	7.2	6.3	8.6	10.0	7.1	7.0	8.3
70—80	33.0	30.4	30.4	8.0	5.4	5.4	6.8	7.6	8.4	4.6	8.0	7.4
80—90	31.0	29.3	29.6	9.0	3.7	7.5	6.6	7.0	8.0	6.6	7.4	7.1
90—100	31.0	28.9	28.4	7.0	14.0	12.0	6.3	7.7	8.3	6.0	5.5	5.7

При изучении побегообразования корней системы *A. repens*, расположенной ниже пахотного слоя (30—100 см), оказалось, что с увеличением глубины число побегов уменьшается независимо от степени увлажненности почвы. Можно предположить, что это тесно связано с запасом пластических веществ и количеством спящих почек на отрезках. Наибольшее число побегов от подземных органов образовалось при влажности 30%, меньше — при влажности 15 и 20% (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Образование побегов у корневой системы *Acroptilon repens* в зависимости от глубины залегания подземных органов

Глубина слоя почвы, из которого отобраны отрезки корней, см	Исходная абсолютно сухая масса (г) одного корневого отрезка длиной 10 см (в числителе) и диаметр (мм) его поперечного сечения (в знаменателе)			Число побегов (штук), образовавшихся из одного отрезка (в числителе) и высота побега (см) (в знаменателе) при различной влажности								
				1975 г.			1976 г.			1977 г.		
	1975 г.	1976 г.	1977 г.	15%	20%	30%	15%	20%	30%	15%	20%	30%
30—40	2.153/5.6	3.686/6.4	2.795/6.0	1.4/6.8	1.1/7.8	1.3/4.8	1.1/5.7	0.9/5.6	1.3/4.8	1.8/5.9	0.7/9.6	0.6/8.3
40—50	1.603/4.7	2.646/5.6	1.397/3.9	1.3/6.6	0.7/6.7	0.2/14.5	2.1/3.8	1.3/5.9	0.6/6.0	0.5/5.2	0.7/6.3	0.7/3.1
50—60	1.604/4.8	1.877/4.6	0.981/3.1	0.6/4.0	0.9/4.5	0.4/4.2	0.8/4.4	0.2/4.5	0	0.4/5.0	1.1/5.0	0.6/5.5
60—70	1.493/4.5	1.350/4.0	0.817/2.9	0.7/5.1	0.9/4.3	1.1/5.2	0.3/3.0	0	0	0.4/1.8	0.6/2.2	0.2/3.0
70—80	1.127/4.2	1.213/3.7	0.525/2.3	0.3/2.7	0.6/4.7	0.5/3.0	0	0	0	0.2/4.0	0.8/2.6	0
80—90	0.963/3.6	0.847/3.2	0.567/2.8	0	0.5/1.8	0.1/0	0	0	0	0.3/1.0	0.7/3.6	0
90—100	0.860/3.4	0.807/3.4	0.468/2.6	0	0.1/1.0	0.3/2.7	0	0	0	0.1/1.0	0.2/1.5	0

Наблюдения показали, что с увеличением влажности почвы средняя высота десятидневных побегов, отросших от корневых отрезков, отобранных в слое почвы 30—100 см через каждые 10 см, увеличивалась и составила соответственно 3.5, 4.2 и 5.4 см; с дальнейшим увеличением глубины отбора образцов при всех трех режимах влажности почвы высота побегов

уменьшалась. Только в отдельных вариантах опыта при влажности почвы 20% и глубине слоя 70—80 см, при влажности 30% и глубине 40—50 и 80—90 см имеются отклонения от установленной закономерности, что можно объяснить динамичностью запасных веществ в подземных вегетативных органах *A. repens* на разной глубине.

Результаты исследования дают основание заключить, что наиболее благоприятным режимом для регенерации отрезков подземных органов *A. repens* является влажность почвы 20% от абсолютно сухой массы. С увеличением влажности почвы (от 15 до 30% от абсолютно сухой массы) расход пластических веществ корневыми отрезками *A. repens* возрастает.

Полтавский сельскохозяйственный институт. Получено 30 I 1978.

УДК 581.527.7(470.331)

В. Г. Малышева

НОВЫЕ И РЕДКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. G. MALYSHEVA. NEW AND RARE ADVENTIVE PLANTS OF KALININ DISTRICT

Летом 1977 г. автор обследовал рудеральную флору в некоторых пунктах Калининской обл. В результате проведенного обследования и просмотра гербария Калининского государственного университета выявлено несколько адвентивных видов, новых и редких для Калининской обл.

С целью выявления видового состава адвентивных растений области в течение вегетационного периода (с половины мая до конца сентября) 1977 г. проводилось обследование рудеральных мест в районе городов Калинина, Лихославля, Вышнего Волочка, Ржева, Спирова, Торжка, а также на некоторых станциях и перегонах Октябрьской ж. д. В результате анализа флористической литературы (Невский, 1947, 1952; Маевский, 1964) и просмотра гербария Калининского государственного университета выяснилось, что некоторые виды растений собраны на территории области впервые. Кроме того, найдены новые местонахождения недавно занесенных видов, но уже указанных для территории области Ю. Д. Гусевым (1973, 1975, 1977б). Ниже приводится перечень этих видов.

Виды, новые для области

Abutilon theophrasti **Med.** — несколько цветущих растений найдено 4 сентября на ж.-д. полотне на ст. Пролетарка. Гусев (1968) и Шулц (1976) сообщали о нахождении этого средиземноморского вида в Ленинграде и Риге.

Astragalus cicer **L.** — много плодоносящих растений обнаружено 27 июля на ж.-д. насыпи на ст. Ржев. Сармато-понтический вид, довольно широко распространенный в Западной и Восточной Европе.

Atriplex nitens **Schkuhr** — найдено 1 июля в Калинине на пустыре более десятка вегетирующих растений и 18 августа — большое количество цветущих экземпляров вдоль подъездных путей к ТЭЦ-4. Евросибирско-аралокаспийский вид, встречающийся во всех областях средней полосы европейской части СССР, не был указан только для Калининской обл. (Маевский, 1964).

Brassica juncea **(L.) Czern.** — цветущие и плодоносящие растения встречались на станциях Вышний Волочек, Калинин, Ржев, Торжок. Заносится с юга, из лесостепных и степных областей.

Cardaria draba **(L.) Desv.** — много цветущих и плодоносящих растений отмечено на ж.-д. станциях Дорошиха, Пролетарка, а также в Кали-

нине около складских помещений фабрики им. Вагжанова, вдоль подъездных путей к ТЭЦ-4 и на улицах города (Володарского, проезд Дарвина) по обочинам дороги.

Cerinthe minor **L.** — группа цветущих растений этого степного вида обнаружена 5 мая в Калинине на территории фармацевтической фабрики на газоне. Во «Флоре» Маевского (1964) указан для Брянской, Липецкой, Пензенской и других более южных областей. На Северо-Западе СССР этот вид нигде не зарегистрирован.

Chenopodium murale **L.** — несколько вегетирующих растений собрано 26 августа на ст. Лазурная на краю ж.-д. насыпи. Этот средиземноморский вид очень редко заносится в лесную зону.

Chenopodium strictum **Roth** — около десятка цветущих растений найдено 9 июля на ст. Редкино на ж.-д. полотне и 14 июля на ст. Завидово. Сообщалось о нахождении этого вида в качестве заносного также в Удмуртии (Гусев, 1977а) и в Риге (Шулц, 1977).

Echynocystis lobata **(Michx. fil.) Torr. et Gray** — цветущие и плодоносящие растения этого американского вида часто встречаются в Калинине на пустырях, свалках и других рудеральных местах. Сейчас в диком состоянии отмечен во многих областях СССР, а десять лет назад дичал в нашей стране только в Закарпатье (Гусев, 1977а).

Galinsoga ciliata **(Raf.) Blake** — в качестве сорного растения цветников нередко встречалось на территории г. Калинина. Кроме того, наблюдалось на ж.-д. полотне на станциях Ржев и Кимры. Южноамериканское растение, распространившееся из Варшавского ботанического сада (Шафер, 1956) и зарегистрированное сейчас во многих лесных областях европейской части СССР (Козловская, 1962; Гусев, 1966; Овеснов, Шилова, 1975; Шулц, 1977).

Galinsoga parviflora **Cav.** — большое количество цветущих и плодоносящих растений встречалось в Калинине на газонах по улицам Благоева, проспектам Ленина и Победы, на территории котельного цеха ТЭЦ-1 и 27 июля на ж.-д. полотне на ст. Ржев. Это южноамериканское растение, впервые появившееся в Европе в 1816 г. (Камышев, 1959) и сейчас широко распространившееся во многих областях СССР («Флора СССР», т. XXV, 1959).

Lepidium latifolium **L.** — много цветущих и плодоносящих растений найдено 30 июля на ст. Пролетарка на ж.-д. насыпи, а 5 сентября в Калинине на пустыре в районе ж.-д. вокзала обнаружена группа отцветающих и плодоносящих растений.

Oenothera biennis **L.** — цветущие и плодоносящие экземпляры этого американского вида встречались в окрестностях Калинина на обочине Московского шоссе и на ж.-д. полотне станций Калинин и Редкино.

Phacelia tanacetifolia **Benth.** — несколько цветущих растений найдено 4 сентября на ж.-д. полотне ст. Пролетарка. Этот вид, происходящий из Калифорнии, в некоторых областях возделывается как медоносное растение и встречается в одичавшем состоянии в основном в черноземной полосе (Маевский, 1964). На территории Калининской обл. является заносным растением.

Phaseolus vulgaris **L.** — группа растений в бутонах обнаружена 8 июля в Калинине на обочине Старицкого шоссе. Заносится из южных областей СССР, где культивируется как ценное пищевое растение (Маевский, 1964).

Rumex stenophyllus **Ledeb.** — около десятка цветущих растений было найдено 19 июля на ж.-д. ст. Калинин, 9 июля — на ст. Редкино и 11 сентября — плодоносящий экземпляр на ст. Пролетарка. Заносится из степных областей.

Vicia villosa **Roth** — группа цветущих растений обнаружена 27 июня в Калинине, на пустыре в окрестностях рынка.

Xanthium riparium **Itz. et Hertsch.** — несколько растений с плодами найдено 4 сентября на ж.-д. полотне между станциями Калинин и Пролетарка.

Виды, редкие для области

Amaranthus albus **L.** — много цветущих и плодоносящих растений обнаружено 30 августа в Калинине вдоль подъездных путей к ТЭЦ-1, 18 августа группа цветущих растений на ж.-д. полотне между станциями Калинин и Пролетарка и несколько зацветающих экземпляров — 27 июля на ж.-д. полотне у ст. Ржев. Ранее указывалось на станциях Бологое и Лихославль (Гусев, 1973).

Amaranthus blitoides **S. Wats.** — большое количество цветущих и плодоносящих растений наблюдалось 16 августа в Калинине на территории завода искусственного волокна и ТЭЦ-1, а также отмечались на ж.-д. полотне станций Пролетарка, Редкино, Завидово и Ржев. Прежде указывалось на ст. Вышний Волочек (Гусев, 1973).

Elsholtzia ciliata **(Thunb.) Hylander** — много вегетирующих растений найдено 27 июля на ж.-д. ст. Ржев. Ранее указывалось в Калинине (Гусев, 1973).

Fagopyrum tataricum **(L.) Gaertn.** — большое количество цветущих и плодоносящих растений наблюдалось 27 июля на ж.-д. полотне ст. Ржев и 7 июля — около десятка цветущих растений на ж.-д. полотне у ст. Кулицкая. Ранее указывалось на станциях Лихославль и Вышний Волочек (Гусев, 1975).

Kochia sieversiana **(Pall.) C. A. Mey.** — несколько растений с незрелыми плодами обнаружено 3 августа в Калинине вдоль подъездных путей к силикатному заводу и 11 сентября — на ж.-д. полотне между станциями Калинин и Пролетарка. Недавно сообщено о находке этого вида в Калининской обл. в 1971 г. (Гусев, 1977б).

Lepidium densiflorum **Schrad.** — много цветущих и плодоносящих растений наблюдалось в Калинине в Первомайском микрорайоне на открытых песчаных местах и в Затверецком районе на пустырях; плодоносящие растения встречались также на станциях Пролетарка, Редкино, Завидово и Ржев, на ж.-д. полотне. Прежде указывалось на ст. Вышний Волочек (Гусев, 1973).

Potentilla bifurca **L.** цветущая колония этого вида наблюдалась 22 июня на ст. Калинин около товарных складов. Это растение, распространенное преимущественно в степной зоне СССР, нередко заносится на северо-запад (Гусев, 1975; Шулц, 1976). В конце прошлого века собиралось на ст. Бологое (Гербарий БИН АН СССР).

Salsola collina **Pall.** — большое количество цветущих и плодоносящих растений этого вида обнаружено в Калинине вдоль подъездных путей к ТЭЦ-4 и силикатному заводу, а также на ж.-д. полотне у станций Пролетарка и Ржев. Ранее указывалось на ст. Калинин (Гусев, 1973).

Sisymbrium wolgense **Bieb. ex Ledeb.** — большое количество цветущих и плодоносящих растений наблюдалось на ж.-д. насыпях станций Вышний Волочек, Дорошиха, Калинин, Лихославль, Пролетарка, Ржев, Чуприяновка, а также в Калинине на территории складских помещений хлопчатобумажного комбината и в районе силикатного завода. Ранее указывалось на станциях Бологое, Калинин и между станциями Санаторий и Тверца (Гусев, 1973).

Из вышеупомянутых видов особенно быстро распространяются на территории области *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Cardaria draba*, *Galinsoga parviflora*, *Lepidium densiflorum*, *Oenothera biennis* и *Sisymbrium wolgense*.

Правильность определения указанных видов проверялась по гербарным экземплярам, хранящимся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Большую помощь в определении некоторых растений оказали мне Ю. Д. Гусев и Н. Н. Цвелев, за что выражаю им искреннюю благодарность.

Собранные растения хранятся на кафедре ботаники Калининского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

Гусев Ю. Д. (1966). Расселение видов *Galinsoga* в Ленинградской области. Бот. ж., 51, 4. — Гусев Ю. Д. (1968). Новые и редкие адвентивные растения Ленинградской и Карельской флоры. Бот. ж., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1973). Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей в европейской России. Бот. ж., 58, 6. — Гусев Ю. Д. (1975). Новые сведения о распространении адвентивных растений на северо-западе СССР. Бот. ж., 60, 3. — Гусев Ю. Д. (1977а). Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Гусев Ю. Д. (1977б). О появлении новых растений в Ярославской и Костромской областях. Нов. сист. высш. раст., 14. — Камышев Н. С. (1959). К классификации антропохоров. Бот. ж., 44, 11. — Козловская Н. В. (1962). Некоторые заносные растения Белоруссии. Бот. ж., 47, 11. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Невский М. Л. (1947, 1952). Флора Калининской области, I (1947); II (1952). — Овеснов А. М., С. И. Шилова. (1975). О некоторых новых адвентивных и редких видах центральных районов Пермской области. Экология опыления, 1. — Флора СССР. (1959), 25. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Шулц А. А. (1976). Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. Бот. ж., 61, 10. — Шулц А. А. (1977). Адвентивная флора города Риги. Бот. ж., 62, 10.

Калининский государственный университет. Получено 26 I 1978.

УДК 581.4:582.84

Е. М. Эркенова

ПРОТЕРАНДРИЯ У *LADYGINIA BUCHARICA* LIPSKY (*APIACEAE*)

E. M. ERKKENOVA. PROTERANDRY OF *LADYGINIA BUCHARICA* LIPSKY (*APIACEAE*)

Излагается материал, полученный при изучении биологии цветения представителя зонтичных ладыгинии бухарской. Это андромонэцичное растение, которому свойственна протерандрия. Созревание пестиков наступает только тогда, когда закончится пыление тычинок на всем соцветии.

Известно, что перекрестное опыление повышает жизнеспособность потомства и увеличивает возможность приспособления растений к условиям среды. Целям перекрестного опыления служит определенное строение генеративных органов для переноса пыльцы. У большинства зонтичных это дихогамия, а именно протерандрия (Пономарев, 1960; Тюрина, 1974). По сообщению А. Н. Пономарева, протерандрия нередко бывает столь строгой, что пестичная фаза наступает лишь тогда, когда тычинки увянут и опадут не только у данного цветка, но и у всех цветков зонтика. Анализируя большой фактический материал, он пришел к выводу, что протерандрия у многих зонтичных бывает всеобъемлющей и охватывает не только отдельные сложные зонтики, но и всю особь в целом. Подобная протерандрия отмечена у порезника промежуточного *Libanotis intermedia* Rupr. (Пономарев, 1960) и горичника Мориссона *Peucedanum morissonii* Bess. (Тюрина, 1974).

Ниже излагается материал, полученный при изучении биологии цветения одного из представителей зонтичных — ладыгинии бухарской *Ladyginia bucharica* Lipsky, которая в этом отношении почти не изучена.

Цветки ладыгинии собраны в сложный зонтик, зонтички которого различаются как расположением обоеполых и тычиночных цветков в них, так и порядком их цветения. Ладыгиния — андромонэцичное растение, т. е. на одной особи присутствуют обоеполые и тычиночные цветки. Вегетация растения начинается в середине марта. От одной корневой шейки в зависимости от возраста особи отходят 1—3 цветоносных побега. Каж-

дый побег имеет один главный зонтик, 2—4 зонтика побегов второго порядка и 2—5 (до 8) зонтиков побегов третьего порядка. Главные зонтики в основном содержат обоеполые цветки, и только иногда в центральной части внутренних зонтичков встречаются тычиночные цветки. У зонтичков побегов второго порядка краевые цветки обоеполые, а центральные — тычиночные. Самые внутренние зонтички обычно содержат только тычиночные цветки. На зонтиках побегов третьего порядка почти все цветки тычиночные.

Первыми цветут всегда главные зонтики. Вначале распускаются краевые цветки периферических зонтичков, и затем цветение идет центростремительно.

Бутон перед распусканием желтовато-зеленый, прикрыт листочками околоцветника с загнутыми внутрь кончиками. Эти листочки снаружи покрыты белыми щетинковидными волосками. Тычинок 6, они находятся между листочками околоцветника. Тычиночные нити длинные; в бутоне они петлеобразно согнуты и пыльники лежат на нектароносном диске (стилоподии). Он округлый с выемками в местах прикрепления тычинок и состоит из двух сросшихся половинок. У обоеполых цветков в середине диска (в месте срастания половинок) имеются два столбика, которые за 4—5 дней до распускания цветка уже выдаются наружу и вполне доступны попаданию чужой пыльцы. Нам было интересно установить, способны ли рыльца этих цветков воспринять пыльцу, иначе говоря, созрели ли они физиологически? С этой целью на рыльца цветков за день до раскрытия искусственно наносили пыльцу, взятую из других цветков того же возраста. Жизнеспособность пыльцы предварительно проверяли методом проращивания на искусственной питательной среде; были получены хорошие результаты. Через каждые 30 мин рыльца срезали и на предметном стекле окрашивали ацетокармином. Изучая препараты под микроскопом, мы отметили, что даже в течение 24 ч на рыльце не проросло ни одного пыльцевого зерна, и это ясно свидетельствует о том, что за день до распускания, а также в день цветения рыльца не подготовлены к восприятию пыльцы.

Раскрывание цветка начинается с выпрямления тычиночных нитей, под давлением которых листочки околоцветника постепенно расходятся. Затем поочередно выпрямляются тычинки и в таком же порядке происходит растрескивание пыльников. Начало выпрямления тычинок совпадает с началом выделения нектара, которым обильно покрывается вся поверхность нектароносного диска. Тычиночная фаза цветка длится 1—1.5 суток, а затем тычинки осыпаются полностью. В последующие три-четыре дня цветки как бы прекращают рост и развитие и только немного вытягиваются и вильчато раздвигаются столбики. Выделение нектара прекращается, о чем можно судить по тому, что поверхность диска подсыхает.

Продолжительность цветения главного зонтика в зависимости от числа цветков и погодных условий — 3—4 дня. В течение этого срока, пока идет ежедневное раскрывание цветков, продолжается пыление зонтика. Созревание пестиков наступает у всех цветков одновременно спустя сутки после раскрывания последних цветков зонтика или же через 6—7 дней от начала цветения. Наступление этой фазы характеризуется тем, что все цветки повторно выделяют нектар и рыльца слегка разрастаются. Было отмечено, что в тычиночных цветках нектар не выделяется. Но если в цветке имелись пестики хотя бы в зачаточном состоянии, то в цветке выделялось немного нектара и нектароносный диск был слегка влажным.

Созревание пестиков главного зонтика совпадает с началом пыления тычинок в зонтиках побегов второго порядка. Диск в цветках зонтиков второго порядка в данный период покрыт нектаром, который начал выделяться в момент наступления тычиночной фазы; у цветков главных зонтиков диск также покрыт нектаром, выделяющимся в связи с наступлением пестичной фазы. Нектароносные диски тех и других цветков влажные и имеют блестящую поверхность. В это время и появляется огромное количество пчел, которые одинаково интенсивно посещают все зонтики, осу-

ществляя перенос пыльцы между зонтиками одного растения и зонтиками различных растений.

Наблюдения показали, что зонтики одного порядка данного растения цветут строго синхронно, а у разных растений они могут цвести с разницей в 1—2 дня. Опыление зонтика длится 2 дня, на 3-й день нектар перестает выделяться и пчелы больше не посещают его.

Пыление зонтиков побегов второго порядка длится 4—5 дней, а через сутки после этого начинается опыление обоеполых цветков. Как и в предыдущем случае, созревание пестиков цветков зонтиков побегов второго порядка совпадает с наступлением тычиночной фазы зонтиков побегов третьего порядка, благодаря чему и имеется возможность перекрестного опыления между ними.

Анализируя результаты исследований, можно отметить, что для ладыгинии бухарской характерны удивительно целесообразные приспособления, которые в любых случаях (растут ли растения группами или в одиночку, имеются опылители или они отсутствуют) гарантируют перекрестное опыление хотя бы между зонтиками одного растения. Такими приспособлениями являются:

1) строгая очередность цветения зонтиков разного порядка, когда созревание пестиков цветков побегов более низких порядков совпадает с пылением тычинок цветков зонтиков побегов более высоких порядков;

2) строгая синхронность цветения зонтиков данного порядка;

3) удобное расположение зонтиков данной особи в пространстве, когда зонтики побегов первого порядка располагаются ниже зонтиков побегов второго порядка, а последние — ниже зонтиков побегов третьего порядка. В случае отсутствия опылителей даже малейшее движение растений, вызванное ветром, будет содействовать высыпанию пыльцы с вышерасположенных зонтиков на нижерасположенные.

Как и у порезника промежуточного, у ладыгинии бухарской распускание цветков, созревание пестиков и тычинок осуществляются во всех зонтиках данного порядка каждой особи согласованно и одновременно.

Мы присоединяемся к мнению Пономарева (1960), который пишет, что «случаи протерандрии свидетельствуют о наличии определенных взаимодействий между цветками зонтика и особи, проявляющихся в точной и тонкой регуляции смены фаз, очередности или синхронности цветения соответствующих зонтиков и т. д. О природе такой регуляции сейчас можно только догадываться. Вероятно, она имеет биохимический характер».

Подводя итог сказанному, отметим следующее.

1. Ладыгиния бухарская — андромонэцичное растение, т. е. на одной особи присутствуют обоеполые и тычиночные цветки. Обоеполые цветки в основном имеются на главном зонтике и по периферии зонтичков зонтика побега второго порядка.

2. Ладыгинии бухарской свойственна протерандрия. Созревание пестиков наступает только после того, как закончится пыление тычинок на всем соцветии.

3. Отмечается определенная очередность в цветении зонтиков разных порядков, благодаря которому созревание пестиков цветков главного зонтика совпадает с началом пыления тычинок цветков зонтиков побегов второго порядка. Обоеполые цветки за время цветения дважды выделяют нектар — в период пыления тычинок и во время созревания пестиков. Тычиночные цветки выделяют нектар только в период пыления тычинок.

ЛИТЕРАТУРА

Пономарев А. Н. (1960). О протерандрии у зонтичных. ДАН СССР, 135, 3. — Тюрина Е. В. (1974). Протерандрия у представителей рода *Peucedanum* L. В кн.: Комплексное изучение полезных растений Сибири. Новосибирск.

Институт химии растительных веществ
АН УзССР,
Ташкент.

Получено 18 I 1978.

УДК 632.51(571.651)

А. П. Хохряков

СОРНАЯ И РУДЕРАЛЬНАЯ ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ ЛОРИНСКИХ ГОРЯЧИХ ИСТОЧНИКОВ (МАГАДАНСКАЯ ОБЛ., ЧУКОТСКИЙ Р-Н)

A. P. KHOKHRYAKOV. WEED AND RUDERAL FLORA OF THE VICINITIES OF LORINSK HOT SPRINGS (MAGADAN AREA, CHUKOTSK REGION)

Приводится список адвентивной флоры окрестностей Лоринских горячих источников (Чукотка) — 22 вида — и дается их анализ.

Распространение адвентивных растений, как известно, подчинено закону зональности в той же мере, что и аборигенных, включая как обычные, так и редкие для какой-либо физико-географической области виды. К последним в резко континентальном верхне-колымском бассейне относятся *Agrostemma githago*,[1] *Melilotus officinalis*, *Camelina glabrata*, *Lepidium apetalum*, *Leptopyrum fumarioides*, *Convolvulus vulgaris*, *Potentilla supina*, *Centaurea cyanus*, *Artemisia jacutica*, *Matricaria recutita*. В приохотских районах — это совсем другие виды: *Commelina communis*, *Erodium cicutarium*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Malva rotundifolia*, *Leucanthemum vulgare*, *Poa annua*. Основной же фон сорной и рудеральной флоры на всей территории верхней Колымы и северной Охотии составляют *Agropyron repens*, *Chenopodium album*, *Stellaria media*, *Polygonum aviculare* s. l., *Rumex acetosella*, *Polygonum scabrum*, *Thlaspi arvense*, *Arabis pendula*, *Capsella bursa-pastoris*, *Plantago major*, *Matricaria suaveolens*, *M. inodora*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum ceratophorum*, *Crepis tectorum*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*, к которым в континентальных районах прибавляются *Hordeum jubatum*, *Senecio arcticus*, *Linaria vulgaris* (Реутт, 1962).

Рудеральная флора южной половины Чукотского национального округа довольно сходна с остальной частью Магаданской обл. Здесь так же процветают *Stellaria media*, *Polygonum aviculare*, *Chenopodium album*, *Agropyron repens*, *Taraxacum ceratophorum*, *Hordeum jubatum*, *Senecio arcticus*. Но на крайнем северо-востоке Чукотки, в поселках Лаврентия, Лорино и Уэлен, картина резко меняется. Правда, вышеназванные сорняки остаются, но все другие почти полностью исчезают. Только в Лорино была встречена большая популяция *Sinapis arvensis*. На рудеральных же местах — на улицах, вдоль канав, у заборов, на первый план выступают специфические арктические сорняки — *Arctophila fulva*, *Phippsia algida*, *Rumex graminifolius*, *Matricaria grandiflora*. Согласно Е. В. Дорогостайской (1972), все они — характерные представители рудеральной флоры всей арктической зоны СССР.

Резкий контраст с рудеральной флорой названных поселков представляет собой сорная и рудеральная растительность в окрестностях Лоринских горячих источников (в 18 км к северо-северо-востоку от пос. Лорино, близ северного побережья Мечигменского залива на восточном побережье Чукотского п-ова), где на их основе построено несколько теплиц и птицеферма. В теплицах выращиваются овощные культуры, имеются два бассейна с горячей (40—50°) и более холодной (20—25°) водой.

Растительность в ближайших окрестностях представляет каменистую кустарничковую тундру с господством обычных на всем северо-востоке кустарничков: багульника, водяники, голубики, луазелеурии ползучей, филлодоце голубой, камчатского рододендрона, диапенсии, некоторых полярных ив (главным образом *Salix arctica*, *S. sphenophylla*), березки тощей. Из трав на щебнистых местообитаниях характерны *Ermannia parryoides*, *Potentilla elegans*, *Pedicularis adamsii*, *Cobresia bellardii*. На более влажных местообитаниях, у ручьев растут *Sibbaldia procumbens*, *Pinguicula variegata*, *Carex micropoda*, *Polygonum ellipticum*, *Artemisia arctica* и др.

---

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР», тт. I—XXX.

По берегу протоки, соединяющей бассейны с более горячей и более холодной водой, сохранились остатки специфической реликтовой растительности, подробно описанной Б. А. Тихомировым (1957). На август 1974 г. она представляла собой маленькие, площадью около 20 м^2, но густые заросли *Athyrium americanum*, под пышными ваями которого и рядом ютятся *Carex micropoda*, *Stellaria calycantha*, *Epiloboium hornemannii*, *E. anagallidifolium*, *Cornus suecica*, *Trientalis europaea*, *Galium trifidum*.[2]

Сорняки, в основном мокрица и марь белая, заполняют теплицы. Рудеральная флора пышно развита в теплицах и особенно у их стен, а также на всем пространстве между теплицами, бассейнами (около 1 га) и птицефермой. В ее составе особенно следует отметить *Echinochloa crus-galli*, *Melilotus suaveolens*, *Galium aparine* — новые виды не только для сорной флоры Арктики, но и для всей Магаданской обл.

Ниже привожу полный список рудеральных растений, найденных здесь: *Agrostis hiemalis*, *Avena sativa*, *Echinochloa crus-galli*, *Secale cereale*, *Triticum durum*, *Agropyron repens*, *Rumex crispus*, *Polygonum scabrum*, *P. persicaria*, *Chenopodium album*, *Ch. glaucum*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Neslia paniculata*, *Brassica oleracea*, *Sinapis arvensis*, *Raphanus sativus*, *Capsella bursa-pastoris*, *Melilotus suaveolens*, *Galeopsis tetrahit*, *Solanum tuberosum*, *Galium aparine*.

В этом коротком (всего 22 вида) списке обращают на себя внимание три момента:

1. Преобладают виды семейств злаков и крестоцветных, вместе составляющие более половины списка. На втором месте стоят гречишные, маревые и гвоздичные, т. е. центросемянные, представляющие собой самый крупный по числу видов таксон, который составляет основную часть биомассы сорняков. На долю остальных семейств остается всего 4 вида, но среди них — 3 «экзотических» — *Melilotus suaveolens*, *Solanum tuberosum*, *Galium aparine*.

2. Специфические «арктические» рудеральные виды, как например *Phippsia algida*, *Rumex graminifolius*, *Matricaria grandiflora* и другие, в ней отсутствуют.

3. Присутствуют «экзотические» для сорной и рудеральной флоры Чукотки и даже гораздо более южных районов виды, в то время как многих, более обычных, нет.

Конечно, трудно ожидать, чтобы небольшой по площади участок (менее 1 га) содержал бы все характерные для данного типа местообитания виды. Для него показательно именно присутствие тех или иных видов, а не отсутствие, поэтому не будет большим преувеличением, если мы сделаем такой вывод: в целом сорная и рудеральная флора района Лоринских горячих источников в августе 1974 г. носила гораздо более южный, теплолюбивый облик по сравнению с сорной и рудеральной флорой всей арктической Чукотки и даже всей Магаданской обл., где до сих пор не отмечены *Echinochloa crus-galli*, *Melilotus suaveolens*. Это вполне соответствует и более теплолюбивому характеру естественной растительности берегов Лоринских источников по сравнению с окружающей тундрой.

ЛИТЕРАТУРА

Дорогостайская Е. В. (1972). Сорные растения Крайнего Севера СССР. — Реутт А. Т. (1962). Некоторые сведения о сорняках Крайнего Северо-Востока СССР. В кн.: Краеведческие записки, в. 6, Магадан. — Тихомиров Б. А. (1957). К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки. Бот. ж., 42, 9.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 8 VIII 1978.

[2] В 1975 г. одним из геологов нам была доставлена верхняя часть ваи *Polystichum munitum* — папоротника, распространенного по тихоокеанскому побережью Северной Америки от южной Аляски до северной Калифорнии и собранного им якобы у Лоринских горячих источников. Если это так, то странно, что он был пропущен многими квалифицированными ботаниками, посещавшими Лоринские ключи, тем более что он хорошо отличается от кочедыжника американского жесткими зимнезелеными ваями.

УДК 582.734.6:470.312

В. С. Нижников

AMYGDALUS NANA L. (*ROSACEAE*) В ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

V. S. NIZNIKOV. *AMYGDALUS NANA* L. (*ROSACEAE*) IN TULA REGION

В целях уточнения современной границы ареала степного миндаля в 1976—1977 гг. изучали его сохранность на берегах р. Красивая Меча в Тульской обл. В этих местах, как отмечено С. В. Голицыным (1941), миндаль сохранился. Автор обнаружил новое, ранее не описанное местонахождение миндаля у с. Кытино.

Amygdalus nana — компонент степной флоры. Еще в прошлом веке было отмечено, что северная граница его ареала проходит через Тульскую губ. (Семенов П, 1851; Кожевников, Цингер, 1880; Цингер, 1885; Пачоский, 1917). Границу ареала миндаля в губернии впервые указал В. П. Семенов (1902).

Есть единственное указание о местонахождении миндаля в Тульской губ. — берег Дона у с. Донского (Кожевников, Цингер, 1880). А. Ф. Флеров (1909), В. В. Розен (1916), А. Е. Жадовский (1917), С. С. Левицкий (1927) и Н. Х. Дампель (1927) не упоминают этот вид в области или ограничиваются указанием: «распространен в южных уездах».

Известно, что под влиянием антропогенных факторов ареал многих степных растений сильно сократился. Если в 1922 г. А. И. Мальцев (1922—1923) считал миндаль «тягостным сорняком» для Воронежской обл., то в наше время его местонахождения хотя и являются характерными для степей Центрально-Черноземной зоны («бобовники» — по: Камышеву, Хмелеву, 1976), однако их число уменьшилось. В Тульской обл., как более северной, миндаль всегда был «редким видом» (Кожевников, Цингер, 1880, с. 62), поэтому здесь он мог исчезнуть ранее, чем в ЦЧЗ.

С. В. Голицын (1941), обстоятельно обследовавший берега р. Красивая Меча от г. Ефремова до с. Хомяково, сообщил о нахождении миндаля в двух пунктах Ефремовского р-на: в среднем течении реки у дер. Сторожа и у с. Хомяково.

В целях уточнения современной границы ареала миндаля в Тульской обл. в 1976 и 1977 гг. были обследованы берега р. Красивая Меча.[1]

Мы прошли по части маршрута, которым шел Голицын, — от с. Кытино до с. Шилово. У дер. Сторожа на крутом левом берегу сохранились куртины миндаля, описанные Голицыным. Три куртины площадью около 50 м^2 каждая находятся в средней малодоступной части склона; растения хорошо развиты. Ниже по течению, в верхней части этого склона, также есть заросли миндаля, немного поврежденные скотом. Здесь же обильно произрастает *Spiraea crenata*,[2] а немного дальше по течению реки — полукультурная форма *Cerasus fruticosa* в очень большом количестве (остаток помещичьего сада), не отмеченная Голицыным. У дер. Дубики расположен большой массив дикорастущей *Cerasus fruticosa*, указанный и в работе Голицына.

В сентябре 1976 г. нами был найден степной миндаль в новом пункте, не указанном Голицыным, — на правом берегу реки вблизи с. Кытино (бывшая Кобылинка), в 15—20 км по течению реки ниже г. Ефремова.

Берега р. Красивая Меча во многих местах представляют собой обрывы или очень крутые склоны высотой 20—50 м с выходом девонских известняков. На одном из таких склонов длиной до 300 м у с. Кытино и был обнаружен миндаль. Он образует «чистые» куртины длиной 5—7 и шириной 1—4 м. Одна куртина тянется узкой полосой вдоль склона на 20 м. Растения достигают в высоту 60—100 см, наклонены в сторону склона. Зимой они придавливаются снегом, а в летний период вследствие возобновления из бо-

---

[1] В 1976 г. в обследовании принимал участие мл. науч. сотр. Г. И. Дудкин.

[2] Названия всех видов, кроме *Festuca valesiaca*, даны по П. Ф. Маевскому (1964), последний вид — по Н. Н. Цвелеву (1976).

ковых почек у основания побегов прошлого года образуют густые заросли. Куртины миндаля здесь чередуются с травянистыми сообществами и куртинами других кустарников.

Из деревьев и кустарников здесь растут *Cerasus fruticosa* (одна куртина), *Malus sylvestris* (одиночные), *Pyrus communis* (2—3 растения), *Prunus spinosa* (несколько куртин), *Rosa canina* (одиночные), *R. cinnamomea* (в большом числе), *Rubus caesius* (очень обильно), *Spiraea crenata* (отдельные куртины), а также *Cytisus zingeri* и *Frangula alnus*.

Характер травянистой растительности в некоторой степени определяется видовым составом нераспаханного участка плато выше обрыва, представляющего собой «каменистую степь» (Голицын, 1941), с преобладанием *Festuca valesiaca*, при участии *Calamagrostis epigeios*, *Cichorium intybus*, *Euphorbia virgata*, *Campanula ranunculoides*. Кроме этих видов, здесь несколько реже встречаются *Artemisia vulgaris*, *A. campestris*, *A. absinthium*, *Achillea setacea*, *Anthemis tinctoria*, *Centaurea scabiosa*, *Echinops ritro*, *Onopordon acanthium*, *Picris hieracioides*, *Tanacetum vulgare*, *Vincetoxicum officinale*, *Erysimum cheiranthoides*, *Scabiosa ochroleuca*, *Arrhenaterum elatius*, *Elytrigia repens*, *Hypericum perforatum*, *Phlomis tuberosa*, *Stachys recta*, *Sideritis montana*, *Coronilla varia*, *Medicago romanica*, *Asparagus officinalis*, *Anthericum ramosum*, *Lavatera thuringiaca*, *Thalictrum minus*, *T. simplex*, *Galium verum*, *Agrimonia eupatoria*, *Verbascum lychnitis*, *Falcaria vulgaris*.

Кроме того, изредка встречались *Cirsium arvense*, *Urtica dioica* и др. Травянистая растительность занимает на склоне всю площадь, свободную от кустарников. Лишь в самой верхней, крутой части склона местами есть выходы известяка, лишенные растительности. Толщина слоя почвы на отдельных микроучастках колеблется от 1—2 до 7—15 см; ниже идет светлый горизонт подпочвы — продукт разрушения известняков. Судя по обнажениям, известняки представлены слоем щебня толщиной 15—50 см и карбонатной подпочвой.

В этих, казалось бы, неблагоприятных условиях миндаль хорошо возобновляется корневыми отпрысками. По подсчетам, на 1 м^2 имеется до 60—80 стеблей в возрасте от 1 до 5 лет; отдельные из них за лето вырастают до 1 м в высоту. Растения здесь развиты гораздо лучше, чем в заповеднике «Галичья гора». В 1976 г. они обильно плодоносили, а в 1977 г. были без плодов (результат суровой зимы 1976—1977 гг.). В отдельных случаях растения выходят на плато. Уместно вспомнить, что П. П. Семенов (1851), Д. Кожевников и В. Цингер (1880), С. С. Левицкий (1927) и др. отмечали роль известняков в распространении южных растений на север.

На берегах р. Красивая Меча произрастают две формы миндаля: с узкими и широкими листьями, причем они различаются и формой своих плодов. Первая из них имеет удлиненные плоды, вторая — широкотреугольные. Аналогичные формы в Херсонской губ. отмечал И. Пачоский (1917).

Наличие обеих форм в одном фитоценозе подчеркивает преимущество естественных местообитаний перед искусственно создаваемыми коллекциями в деле сохранения генофонда вида.

Берега р. Красивая Меча с их известняковыми обнажениями представляют собой своеобразные убежища для ряда степных растений. Севернее этой реки в пределах ареала миндаля, указанного В. П. Семеновым (1902), большая часть территории распахана, и маловероятно, чтобы где-нибудь сохранились островки нетронутой степной растительности.

Таким образом, современной границей ареала миндаля в Тульской обл. следует считать берега р. Красивая Меча в ее среднем течении. По С. С. Левицкому (1927) и С. В. Голицыну (1941), вдоль этой реки проходит естественная граница между степной и лесной зоной юго-востока области.

Автор выражает признательность З. П. Муковниной, определившей травянистые растения, и профессору Н. С. Камышеву за ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Голицын С. В. (1941). По известнякам Красивой Мечи. Науч.-метод. зап. Глав. управл. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, 8. — Дампель Н. Х. (1927). Дополнения и изменения к «Списку растений, найденных в Тул. губ. до 1916 г. В. В. Розен». Тульский край, № 4 (7). — Жадовский А. Е. (1917). Рецензия на «Список растений, найденных в Тул. губ. до 1916 г. В. В. Розен». В кн.: Тр. по прикл. бот. и сел., XI, № 5/6. — Камышев Н. С., К. Ф. Хмелев. (1976). Растительный покров Воронежской области и его охрана. — Кожевников Д., В. Цингер. (1880). Очерк флоры Тульской губ. Тр. СПб. общ. естеств., XI, 1. — Левицкий С. С. (1927). Геоботанические исследования в юго-восточной части Тул. губ. В кн.: Материалы к изучению флоры и фауны Центр.-пром. области. М. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Мальцев А. И. (1922—1923). Состояние и деятельность степной оп. станции отдела Прикладной ботаники и селекции за период 1911—1921 гг. В кн.: Тр. по прикл. бот. и сел., XIII, 3. — Пачоский И. (1917). Описание растительности Херсон. губ., II. — Розен В. В. (1916). Список растений, найденных в Тул. губ. до 1916 г. Изв. Тул. общ. любит. естествозн., IV. — Семенов В. П. (ред.) (1902). Россия. Полное географическое описание нашего отечества, II, 32—34. — Семенов П. П. (1851). Придонская флора в ее отношениях с географическим распределением растений в Европейской России. — Флеров А. Ф. (1909). К флоре долины р. Дона. Изв. СПб. бот. сада, IX, 1. — Цингер В. Я. (1885). Сборник сведений о флоре Средней России. В кн.: Учен. зап. Моск. унив., 6, 1886. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР.

Воронежский государственный университет.

Получено 22 XII 1977.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.998

Compositae Newsletter, № 1 (1974?), № 2 (декабрь 1975), № 3 (май 1976), № 4 (март 1977), № 5 (сентябрь 1977). Ed. by Tod F. Stuessy, Dept. of Botany, Ohio State University **(Новое информационное издание, посвященное сложноцветным)**

M. E. KIRPICZNIKOV. (A REVIEW). NEW INFORMATION ISSUE SPECIALLY DEVOTED TO *COMPOSITAE*

Издание не планируется как периодическое; оно будет печататься по мере накопления информации. Присылаемые материалы предполагается публиковать с минимальной редакционной правкой, без вмешательства редакции в существо текста. Идея подобного подхода: вызвать истинно живую и благотворную дискуссию, «недоступную для большинства журналов».

Дату выхода № 1 обнаружить не удалось (по-видимому, 1974 г.); занимает этот номер всего две неполных страницы. В нем обосновывается важность нового издания — необходимость иметь «формальную отдушину» по обмену информацией для большого числа систематиков, работающих над таким обширным и биологически важным семейством, как сложноцветные.

№ 2 помечен декабрем 1975 г. В нем уже 19 страниц. Здесь начинается печатание статьи Д. Мирса (J. A. Mears) о типах *Asteraceae*, находящихся в Академии естественных наук в Филадельфии, которая продолжается потом в №№ 3—5. Много типовых и автентичных образцов связано с известными американскими систематиками — Т. Нуттал, А. Грей, Д. Торрей, М. Фернальд, Х. Глисон и многими другими, а также учеными других стран — О. П. Декандоль, Э. Буасье, А. Гризебах, М. Теноре и др. Упоминаются также материалы русских ученых — В. Г. Бессера (*Artemisia nuttaliana*), К. Ф. Ледебура (например, *Artemisia latifolia*, *Saussurea foliosa* и много других таксонов), К. И. Максимовича (например, *Lactuca formosana*).

В № 3 нет других статей, кроме продолжения упомянутой работы Мирса. В № 4 — три небольшие статьи, из которых две посвящены связи дерматитов с сесквитерпеновыми лактонами сложноцветных, а третья — экологической амплитуде некоторых экономически важных представителей этого семейства. В № 5 помещена статья об алкалоидах *Compositae*.

Начиная с № 2 в издание вводится раздел о новой (текущей) литературе по сложноцветным, занимающий значительное место в общем объеме издания (в № 2 — две трети, в № 4 — около половины, в №№ 3 и 5 — около четверти). Учитываются основная ботаническая периодика, публикуемая во многих странах мира, в том числе издания по цитологии и биохимии; из советских изданий — «Ботанический журнал», «Украинский ботанический журнал», «Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР», «Новости систематики высших растений» и немногие другие. Всего в №№ 2—5 процитировано более 450 работ, из них около 5% на русском языке.

С № 2 также вводятся и другие анонсированные разделы издания, как-то: рецензии, сообщения о симпозиумах и иных встречах, новости об отдельных ученых, просьбы о материалах, — все это в аспекте изу-

чения сложноцветных. Интересно, в частности, довольно подробное сообщение о симпозиуме, посвященном биологии и химии *Compositae*, состоявшемся 14—18 июля 1975 г. в Рединге (Англия).

Из рецензий особенно важен и информативен тщательно проделанный Макво (R. McVaugh) подробный разбор трехтомного сборника работ знаменитого синантеролога А. Кассини (H. Cassini, 1781—1832), содержащего около 2000 страниц. Сборник составлен из статей, опубликованных французским ученым в различных томах 60-томного «Dictionnaire des sciences naturelles. . .» (1816—1830), полный комплект которого теперь уже встречается нечасто.

Из других рецензий в номерах «Compositae Newsletter» узнаем, что вышли монографии или обзоры нескольких родов сложноцветных, а также обработки этого семейства в целом для территорий Гватемалы (тщательный разбор сделан Макво), Гондураса (рецензия издателя) и Панамы (краткий благожелательный отзыв А. Кронквиста — A. Cronquist); последние 3 рецензии опубликованы в № 5.

Из раздела «Новости от отдельных лиц и учреждений» можно почерпнуть интересную информацию о том, кто и где в настоящее время изучает те или иные таксоны *Compositae*; так, например, сообщается, что Ч. Джеффри (C. Jeffrey) с сотрудниками изучают границы родов и секций у *Senecio* и близких к нему родов.

В № 4 редакция сообщает, что в некоторых лабораториях США возникла дискуссия о точном значении морфологических терминов, употребляемых при изучении *Compositae*. Д. Стротер (J. Strother, Univ. California, Berkeley) и Г. Робинсон (H. Robinson, Smithonian Institution, Washington, D. C.) согласились составить словарь терминов по синантерологии, если читатели поддержат этот проект. В связи с этим в «Compositae Newsletter» помещена специальная отрывная форма-анкета, озаглавленная «Нуждаемся ли мы в словаре»? Уже в преамбуле ставится ряд вопросов, как-то: надо ли стандартизировать употребление терминов, специфичных для синантерологии; как и в каком именно значении нужно употреблять термин «пленка» (palea) и следует ли щетинки и ости цветоложа исключить из понятия «пленка», и т. д. Среди вопросов анкеты: какие термины должен включать словарь, какие из них иллюстрировать, нужно ли создавать новые термины для структур, еще не имеющих специальных терминов, какие употреблять языки, и др.

В № 5 начат раздел, содержащий список лиц, работающих над сложноцветными. Он строится по схеме: фамилия, адрес, область исследования, публикации (последние), краткие данные о районах поездок, сведения о материалах, запрашиваемых для изучения. В списке около 60 фамилий, из них много хорошо известных ботаников (П. Дэвис, Эдинбург; И. Фергюсон, Кью; Р. Хегнауер, Лейден; И. Голуб, Прага; Г. Вагениц, Гёттинген и др.); советских ученых в списке нет. Анализ интересов синантерологов показывает, что многие из них занимаются монографированием или критическим обзором родов этого семейства или изучением *Compositae* в целом отдельных регионов; также заметно увлечение хемо- и цитотаксономией.

В редакционной заметке, помещенной в № 5, сообщается, что, начиная с № 6,[1] издание «Compositae Newsletter» будет редактировать Ч. Джеффри из Кью (Великобритания), хорошо известный как систематик и синантеролог.

Для всех, занимающихся изучением сложноцветных, издание «Compositae Newsletter» несомненно представляет большой интерес.

М. Э. Кирпичников.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VII 1978.

---

[1] № 6 под редакцией Ч. Джеффри был получен в Ленинграде после сдачи настоящей рецензии в печать. Он помечен июнем 1978 г. и содержит 30 страниц.

УДК 019.941 : 002 : 01 : 582.32

ЦЕННЫЕ УКАЗАТЕЛИ БРИОЛОГИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

D. V. LEBEDEV. VALUABLE INDICES OF BRYOLOGICAL LITERATURE

Библиотечные каталоги — очень ценный, но своеобразный вид библиографических пособий. Они имеют довольно серьезный недостаток, поскольку обычно ограничиваются информацией, относящейся к фондам одной лишь библиотеки (если, конечно, речь идет не о сводных каталогах), но зато сообщают точный адрес, где читатель может найти описываемую публикацию. Издание каталогов крупнейших научных библиотек получило в последнее время широкий размах во многих странах, особенно в США и Англии. Этому существенно способствовало развитие фотоофсетной печати. Как правило, в современных печатных каталогах воспроизводятся готовые каталожные карточки, располагаемые в определенном порядке (алфавитном, предметном, систематическом) в зависимости от типа каталога. Тем самым отпадает необходимость очень трудоемкой работы по подготовке специальной рукописи, резко сокращается число возможных ошибок.

К сожалению, наша библиографическая литература очень бедна печатными каталогами библиотек. Здесь можно назвать превосходный «Сводный каталог русской книги гражданской печати XVIII века», изданный в 1962—1975 гг., каталоги инкунабулов некоторых библиотек, сводные каталоги текущих иностранных поступлений в крупнейшие библиотеки страны, но этим дело по существу и ограничивается.

Одной из тех специальных научных библиотек, фонды которых заслуживают первоочередного библиографического раскрытия, несомненно является богатейшее книгохранилище Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Печатные каталоги, составленные в прошлом веке ее библиотекарями Э. Бергом, Ф. Гердером и И. Клинге, охватывают поступления только по 1898 г., попытки продолжить их труд даже не предпринимались. Лишь в самые последние годы сотрудники библиотеки при активной помощи заведующего лабораторией лихенологии и бриологии И. И. Абрамова приступили к частичному раскрытию ее фондов, взяв за нижнюю хронологическую границу 1946 г. и ограничившись литературой по одному из разделов ботаники, а именно бриологии.

Неизбежность ограничения объема работы не вызывает сомнения. Речь может идти только о том, насколько оправдан выбор объекта библиографии, какую из многочисленных наших библиографических лакун следует заполнить в первую очередь. В данном случае решающим фактором было указанное выше деятельное сотрудничество специалиста-бриолога, проявившего наибольшую заинтересованность в библиографическом обеспечении своей области.

В результате мы располагаем теперь тремя книгами, охватывающими мировую бриологическую литературу за 30 лет, вышедшую в 1946—1975 гг., в той степени, в какой она представлена в библиотеке БИНа. Эти книги[1] содержат всего 7864 пронумерованные записи, но количество описанных работ значительно больше, так как под одним номером зачастую помещены описания нескольких публикаций, входящих в одну авторскую серию. Около 1200 записей относятся к работам отечественных бо-

---

[1] Цветкова Н. Н., Крюкова З. Ф. Каталог литературы по мохообразным (*Bryophyta*), 1946—1960. (По фондам отделения БАН СССР при Бот. ин-те им. В. Л. Комарова АН СССР). Ред. И. И. Абрамов, Н. Н. Цветкова. Л., БАН СССР, 1976, 412 с., 82 к., 600 экз. — Цветкова Н. Н., Крюкова З. Ф., Шмидт М. Н. Каталог литературы по мохообразным (*Bryophyta*), 1961—1970. (По фондам отделения БАН СССР при Бот. ин-те им. В. Л. Комарова АН СССР). Ред. И. И. Абрамов, Н. Н. Цветкова. Л., БАН СССР, 1975. 199 с., 74 к., 600 экз. — Цветкова Н. Н., Крюкова З. Ф. Каталог литературы по мохообразным, 1971—1975. (По фондам отделения БАН СССР при Бот. ин-те им. В. Л. Комарова АН СССР). Ред. И. И. Абрамов, Н. Н. Цветкова. Л., БАН СССР, 1977, 329 с., 67 к., 650 экз.

таников. Их совокупность дает достаточно полную картину развития бриологических исследований в нашей стране в послевоенное время. Естественно, что этого нельзя сказать об иностранной части каталога, так как в фондах библиотеки БИНа имеется немало пробелов.

Отбиралась литература очень широко — составители брали все, что касалось мохообразных, их систематики, географии, экологии, фитоценологии, морфологии, цитологии, генетики, физиологии, биохимии, истории изучения, библиографии. При просмотре геоботанических (в частности болотоведческих) и палеоботанических публикаций отбирались те, которые содержат списки мохообразных или их экологические характеристики. Включены книги, брошюры, авторефераты диссертаций, статьи из сериальных изданий (периодических, продолжающихся и серийных) и сборников.

Все описания проверены de visu, они полны и точны. В конце описаний книг и брошюр помещены их шифры в библиотеке БИНа. Библиотечные шифры расписанных сериальных изданий и сборников приведены в списках использованных источников, помещенных в конце указателей. Материал расположен в двух алфавитных рядах фамилий авторов (русском и латинском), а внутри каждой фамилии — в алфавите заглавий. От фамилий соавторов даны отсылки к фамилиям первых авторов.

Указатель за 1961—1970 гг., вышедший первым и приуроченный к XII Международному ботаническому конгрессу, отпечатан типографским способом, остальные два ротопринтированы. Их полиграфическое качество, конечно, значительно ниже.

Следует отметить, что, кроме лиц, упомянутых на титульных листах книг, в работе над ними участвовали также сотрудники институтской библиотеки А. М. Алесина, Е. Р. Родэ, Т. А. Черная и сотрудница БАН СССР Н. А. Никифоровская. Характер их участия оговорен в предисловиях.

В советскую библиографическую литературу по ботанике этими книгами внесен серьезный вклад, заполнен в какой-то степени существенный пробел, вернее, начато его заполнение. Они вызвали большой интерес и среди зарубежных бриологов, поскольку эквивалентных работ нет и в мировой литературе, но их информационное значение ощутимо возрастет, если будут изданы вспомогательные указатели к ним — систематические или предметные. Будем надеяться, что это осуществится в недалеком будущем!

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания
и техники АН СССР.

Получено 6 IX 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 01 : 582.26

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н. Библиография советской литературы по водорослям, 1971—1975. (Под ред. М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной). Л., 1978, 516 с. (АН СССР. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова; АН СССР. Б-ка). 800 экз. 1 р. 12 к.

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW). *L. K. KRASSAVINA, I. N. TSVETKOVA, I. N. MATVEYEVSKAYA.* BIBLIOGRAPHY OF SOVIET LITERATURE ON ALGAE. 1978

Когда совсем еще молодой русский ботаник Н. М. Гайдуков, только начинавший свою жизнь в науке, опубликовал в 1901 г. в «Ботанических записках» библиографический указатель «Литературные источники к русской флоре водорослей», ему и в голову не могло прийти, что этим он положил начало одному из самых значительных мероприятий в отече-

ственной ботанической библиографии. Сам Гайдуков, разыскавший и тщательно описавший 452 публикации XVIII и XIX вв., к библиографической работе уже не вернулся, и его дело было продолжено другими альгологами: сначала А. А. Еленкиным и Л. А. Оль, выпустившими в 1929 и 1935 гг. два указателя, в которых учет литературы был доведен до 1930 г. включительно и подготовившими рукопись с материалами за 1931—1935 г., изданную посмертно в 1950 г., а затем М. М. Голлербахом, привлекшим к «мозольному труду» библиографов своих учеников, в первую очередь Л. К. Красавину.

Первоочередной задачей Голлербаха и Красавиной была подготовка к печати материалов 1936—1940 гг., собранных, но не доработанных предшественниками. Кроме того, одновременно необходимо было дополнить их альгологической литературой по тем районам, которые были воссоединены с Советским Союзом в 30-х и 40-х годах. Этот указатель опубликован в 1966 г., за ним в 1968 г. последовал указатель литературы за 1941—1960 гг., а в 1971 г. вышла книга Голлербаха и Красавиной «Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг.», подведшая итоги многолетнего труда трех поколений альгологов нашей страны.

Приводить здесь библиографические описания указанных восьми публикаций (в том числе трех отдельных книг), составивших свод альгологической литературы за 224 года, нет необходимости. Они имеются и в «Сводном указателе», и в той книге, которая является предметом настоящей рецензии (к сожалению только, в список предыдущих выпусков, помещенный в ней, не включен «Сводный указатель». . .). О большом научном значении этого труда свидетельствует хотя бы тот факт, что все его выпуски, а также и «Сводный указатель», переизданы в 1976—1977 гг. издательством Крамера.[1]

Коллектив альгологов, руководимый М. М. Голлербахом, в сотрудничестве с библиографом Н. Н. Цветковой, обеспечившей библиографическую редакцию последних двух выпусков указателя, продолжает свою работу. Готовится к печати книга, содержащая материалы по альгологии за 1961—1970 гг. вместе с дополнениями за прошлые годы. В нее войдут работы под номерами 7038—13 759 (в указателях проводится сплошная нумерация описаний, начатая еще Н. М. Гайдуковым). Но десятый выпуск, охватывающий литературу 1971—1975 гг. и очередное дополнение пропущенных материалов — всего же 3157 названий (№№ 13 760—16 916), опубликован раньше.

В отличие от ранее вышедших частей библиографии настоящая книга напечатана методом безнаборной печати — с машинописного оригинала рукописи. В остальном же она строго соответствует принципам, выработанным ее составителями, которые и обеспечили указателю его высокий научный уровень.

Прежде всего надо отметить полноту и точность самих библиографических описаний, обязательно основанных на проверке всех включенных работ de visu. Как известно, одним из парадоксов библиографической профессии является «взаимное недоверие» библиографов и вытекающее отсюда стремление самому подержать в руках описываемое издание. Но ведь и систематик не удовлетворится ссылкой на чье-то определение гербарного экземпляра, а захочет сам посмотреть на этот лист. . . В данном же случае личное знакомство с описываемыми материалами было совершенно необходимым, учитывая составление картотеки для будущего вспомогательного указателя таксонов водорослей.

Основная часть библиографии включает два алфавитных списка: русский и латинский. Работы одного автора расположены в хронологическом порядке, а в пределах одного года — по алфавиту заглавий, затем поме-

[1] Algological bibliography of Russia, from the beginning up to 1960. L., 1901—1968 (Reprint). Lehre: J. Cramer, 1976. — 920 p. Gollerbach M. M., Krasavina L. K. Cumulative index to the national bibliography of Algae from 1937 to the 1960 incl. L., 1977. (Reprint). Lehre: J. Cramer, 1977. — 624 p.

щаются работы с соавторами. От фамилий соавторов в соответствующих местах алфавитного ряда даются отсылки к основным описаниям работ. В необходимых случаях описания сопровождаются аннотациями.

Тщательно проведен отбор материала. Указатель содержит всю литературу по современным водорослям, изданную в Советском Союзе за пять лет. В то же время не включены работы, в которых водоросли не служат объектом специального исследования, а лишь упоминаются попутно, как это часто бывает, например, в гидробиологических публикациях или в ихтиологической литературе, когда рассматриваются вопросы о трофических цепях водных животных, и т. п. Строго отобраны научно-популярные издания в зависимости от их научного значения. Существенным, но прискорбным изменением является вынужденное исключение палеоботанической литературы — ранее работы, посвященные ископаемым водорослям, авторами учитывались.

Заслуживает одобрения включение в указатель тех библиографических источников (см. №№ 14 261, 16 074, 16 075 и др.), в которых представлена литература по водорослям Эти материалы зачастую используются составителями библиографических пособий и исторических очерков, но не цитируются.

Сравнение количественных показателей послевоенных выпусков указателя свидетельствует о неуклонном росте альгологических исследований в Советском Союзе, а анализ содержания учтенных работ — о столь же неуклонном расширении их диапазона. В частности, следует отметить, что водоросли все чаще становятся объектами физиологических, а в последние годы — генетических экспериментов.

Библиографическая фиксация результатов научно-исследовательской деятельности — важное условие дальнейшего развития науки. Сейчас в нашей стране из всех ботанических дисциплин альгология является самой оснащенной библиографической информацией. Лаборатория альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова и в этом отношении осуществляет свою ведущую и координирующую функцию.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания
и техники АН СССР.

Получено 12 VI 1978.

Vol. LXIV *№ 3*

March, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

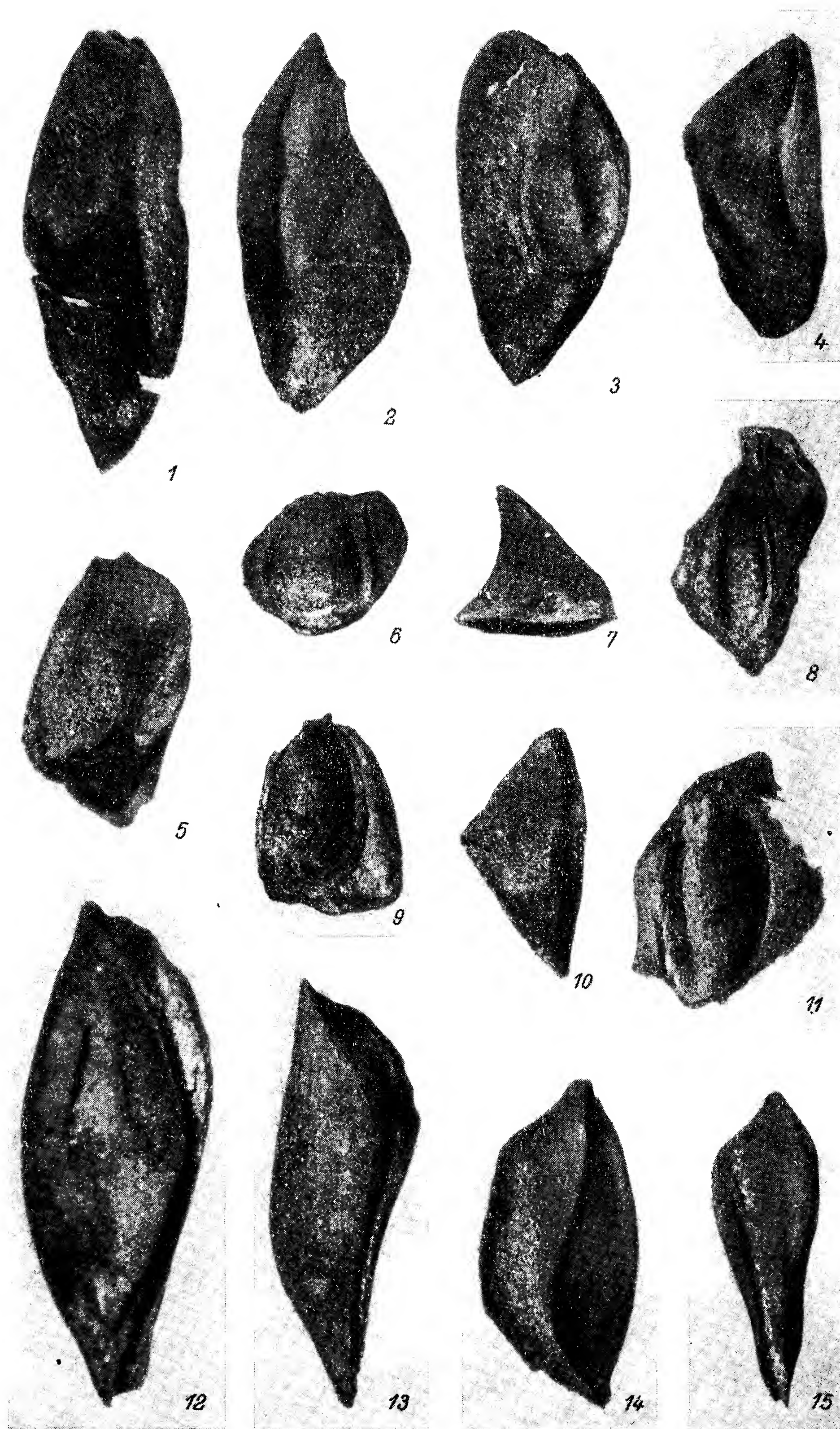


Рис. 5. Семена, ×16.

1—11 — *Sinara mirabilis* Dorof., р. Синара, сеноман; *12—15* — *Taxodiastrum cretaceum* Dorof., оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман.

К стр. 313

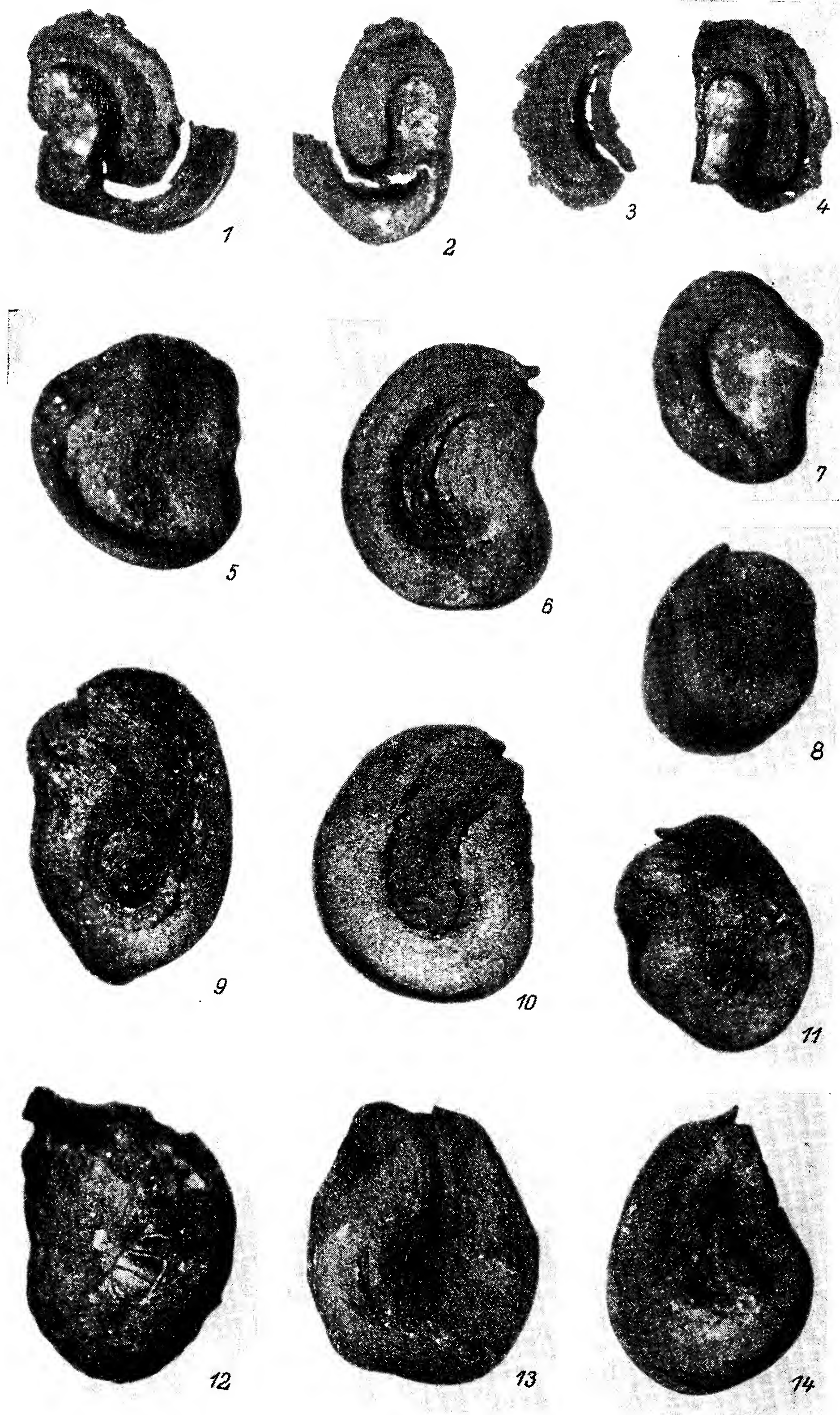


Рис. 6. Семена, ×22.

1—14 — *Kozykorpeshia kokchetavica* Dorof., оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман.



Рис. 7. Семена, ×16.

1—10 — Alapaja uralensis Dorof., Алапаевск, скв. 122, гл. 18—21.8, сеноман-турон.

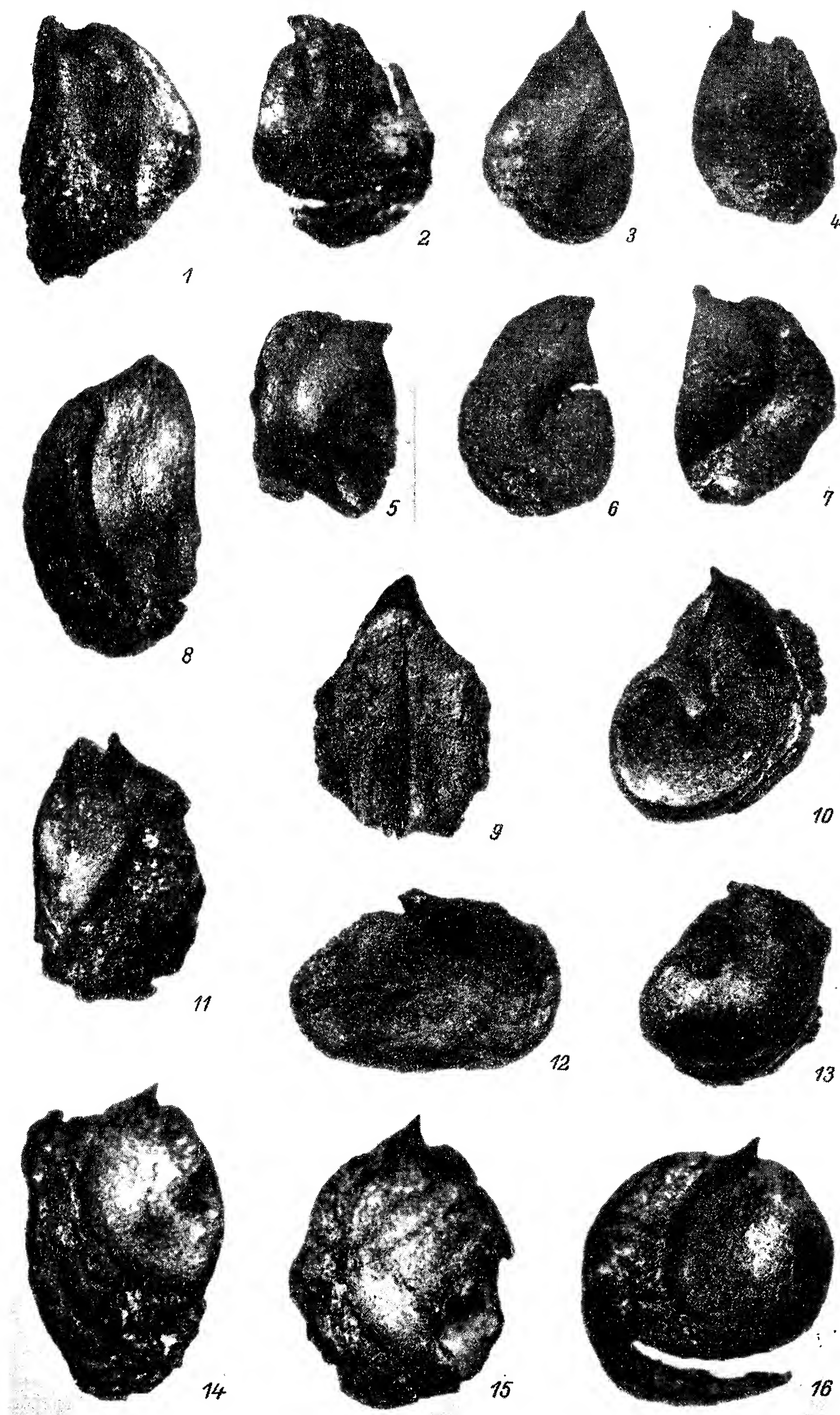


Рис. 8. Семена, ×16.

1—16 — *Seletya kryshtofovichii* Dorof., оз. Селеты, скв. 45, гл. 32.5—36.5, апт-сеноман.

К ст. З. Т. Артюшенко, Л. К. Дзидзигури, стр. 408

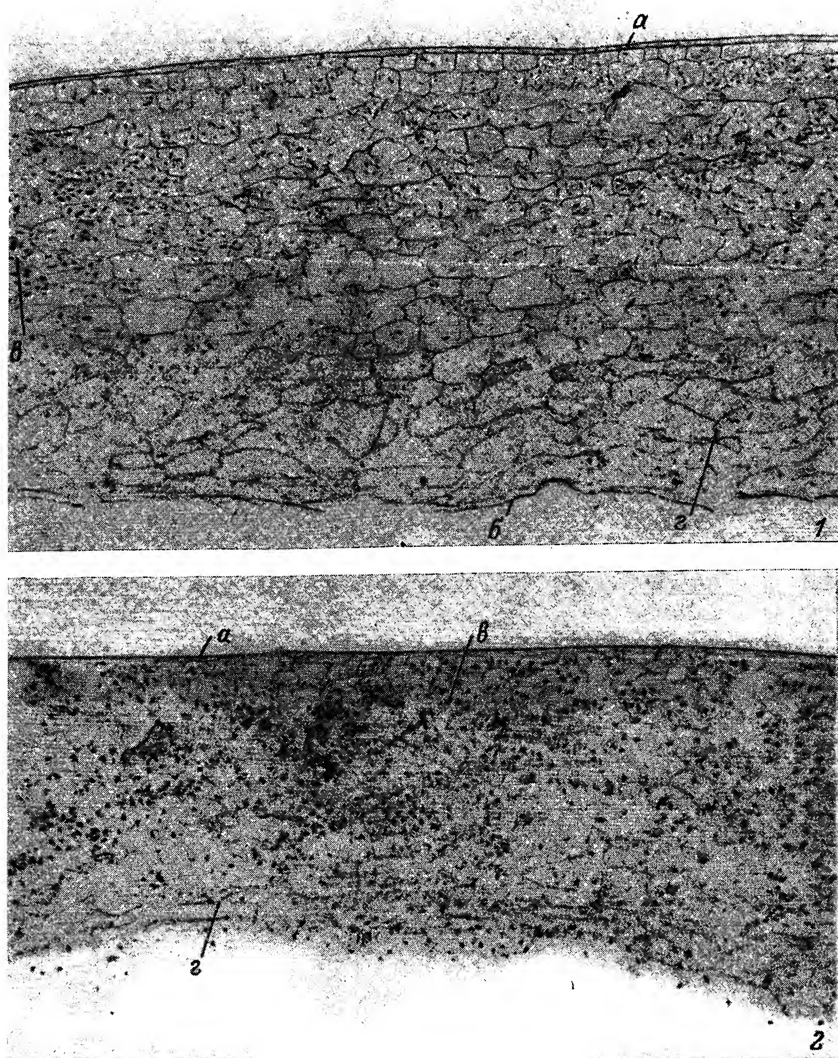


Рис. 2. Строение чешуй.

1 — Zephyranthes grandiflora, 2 — Z. candida.
а — наружная эпидерма, *б* — внутренняя эпидерма, *в* — паренхимные клетки с крахмальными зернами, *г* — облитерация клеток (увел. 3×4).

К стр. 408

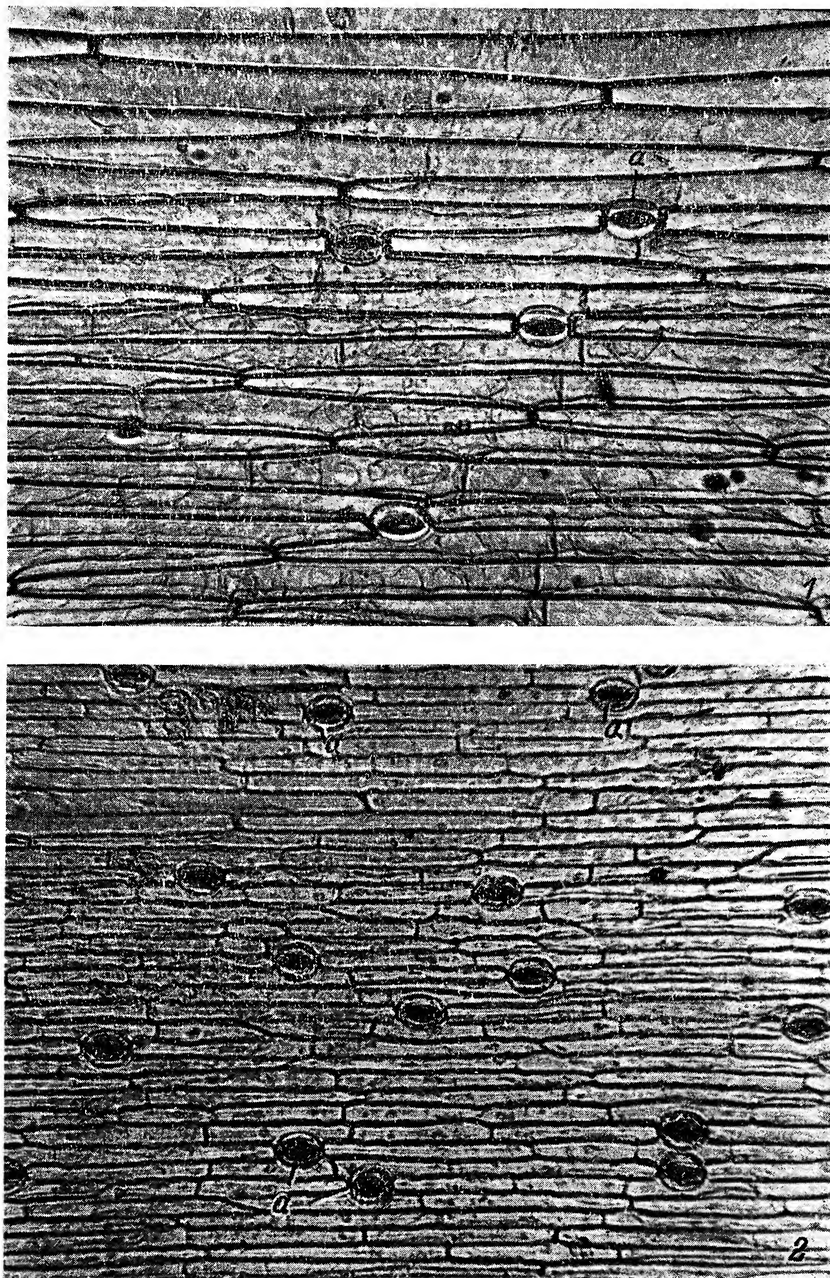


Рис. 3. Строение верхней эпидермы.

1 — веретеновидные клетки эпидермы *Zephyranthes grandiflora*, *2* — прямоугольные клетки эпидермы *Z. candida*; *а* — устьица (увел. 3×4).

К стр. 409

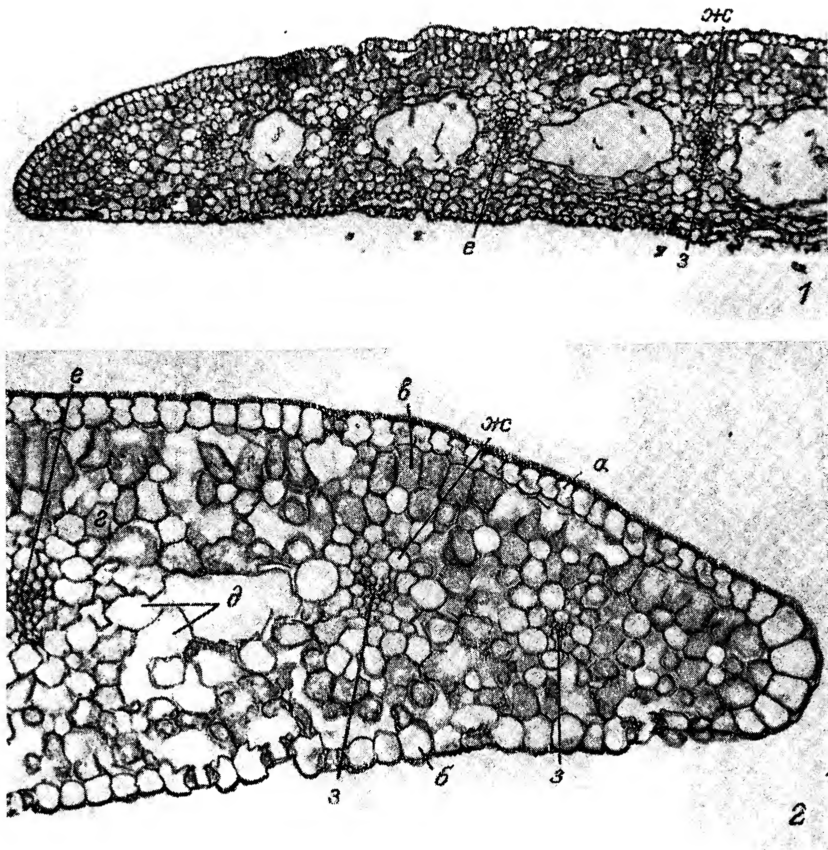


Рис. 5. Расположение и строение проводящих пучков.

1—2 — *Zephyranthes grandiflora* (увел. 3×4; 10×4); *3—4* — *Z. candida*.
а — верхняя, *б* — нижняя эпидерма, *в* — палисадные, *г* — паренхимные клетки ассимиляционной ткани, *д* — бесцветные паренхимные клетки, *е* — проводящий пучок, *ж* — ксилема, *з* — флоэма.

К стр. 409

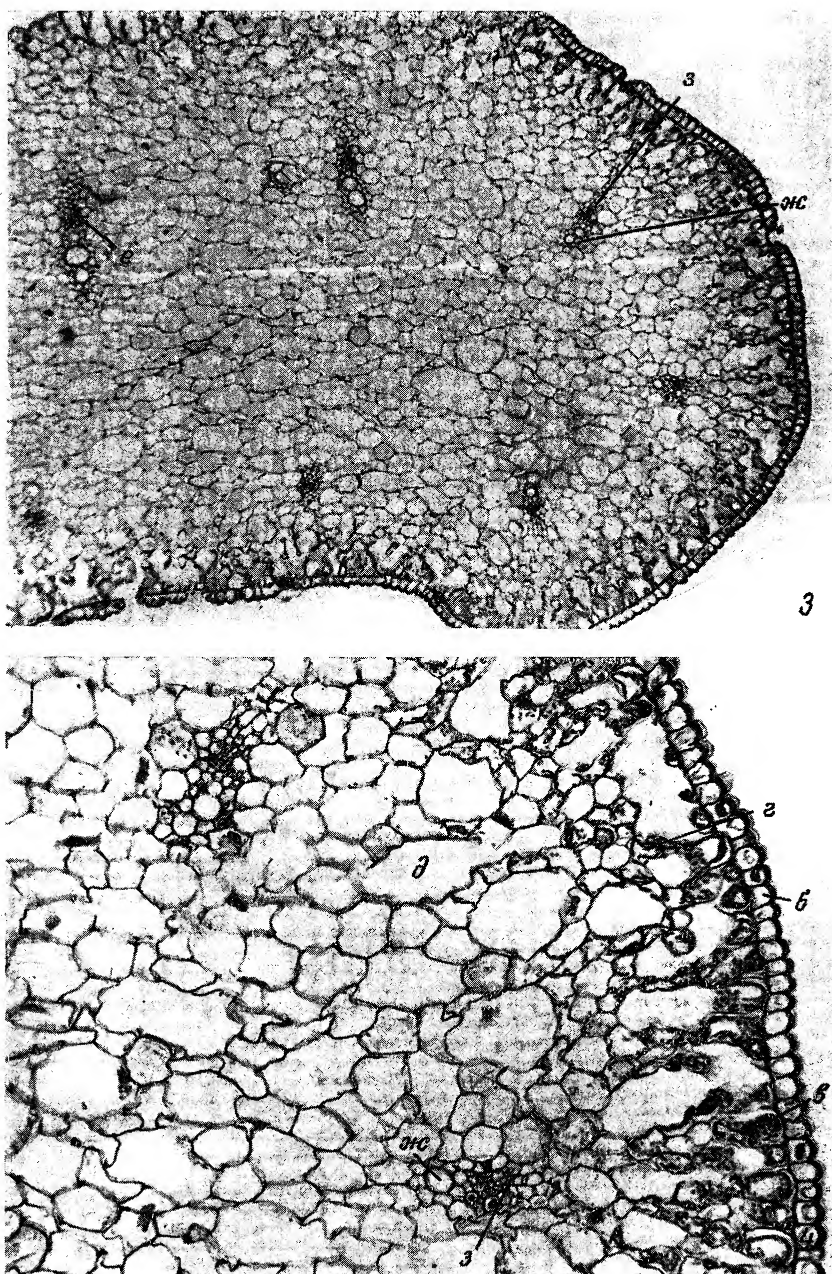


Рис. 5 (*продолжение*).

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

В МАГАЗИНАХ „АКАДЕМКНИГА“ ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ

Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений. 1977. 251 с. 1 р. 20 к.

В книге изложены принципы интродукции трав и совершенствования ассортимента для искусственных травянистых покрытий в разных почвенно-климатических условиях нашей страны. Систематизированы данные по 139 видам растений, относящихся к 41 роду и 17 семействам, содержатся рекомендации об их использовании на газонах и других искусственных травянистых покрытиях. Описаны растения, впервые интродуцированные в СССР или перспективные для этих целей.

Издание рассчитано на ботаников, цветоводов и специалистов по озеленению.

Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. 1975. 548 с. 2 р. 80 к.

В книге обобщен 25-летний опыт интродукции 1755 видов, разновидностей и форм в Главном ботаническом саду АН СССР. Излагаются данные о естественном и культурном ареале вида, источниках получения исходного материала, дается характеристика жизненной формы в природе и в культуре. Приводятся особенности сезонного ритма развития интродуцированных растений, а также сведения об их размерах, возрасте вступления в генеративную фазу, способах размножения и зимостойкости в культуре.

Издание является справочным пособием для работников ботанических садов, дендрологов различных ботанических учреждений и др.

ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО ОДНОМУ ИЗ ПЕРЕЧИСЛЕННЫХ АДРЕСОВ МАГАЗИНА «КНИГА—ПОЧТОЙ» «АКАДЕМКНИГА»:

480091 **Алма-Ата**, 91, ул. Фурманова, 91/97; 370005 **Баку**, 5, ул. Джапаридзе, 13; 734001 **Душанбе**, проспект Ленина, 95; 252030 **Киев**, ул. Пирогова, 4; 443002 **Куйбышев**, проспект Ленина, 2; 197110 **Ленинград**, П-110, Петрозаводская ул., 7; 220012 **Минск**, Ленинский проспект, 72; 117192 **Москва**, В-192, Мичуринский проспект, 12; 630090 **Новосибирск**, 90, Морской проспект, 22; 620151 **Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700187 **Ташкент**, ул. Дружбы народов, 6; 450059 **Уфа**, 59, ул. Р. Зорге, 10; 720001 **Фрунзе**, бульвар Дзержинского, 42; 310003; **Харьков**, Уфимский пер., 4/6.